АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XLVIII

3

МАРТ



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1963 ЛЕНИНГРАД

«В целях дальнейшего успешного развития биологической науки и укрепления ее связей с практикой Центральный Комитет КПСС и Совет Министров СССР признали необходимым всемерно развивать весь комплекс биологических наук. Главными задачами этих наук считать выяснение сущности явлений жизни, вскрытие биологических закономерностей развития органического мира, изучение физики, химии живого, разработку различных способов управления жизненными процессами, в частности обменом веществ, наследственностью и направленными изменениями организмов. Необходимо шире и глубже развивать мичуринское направление в биологической науке, которое исходит из того, что условия жизни являются ведущим в развитии органического мира».

Из постановления ЦК КПСС и Совета Министров СССР «О мерах по дальнейшему развитию биологической науки и укреплению ее связи с практикой».

В ближайших номерах «Ботанического журнала» Редакция намечает публикацию статей в соответствии с Постановлением ЦК КПСС и Совета Министров СССР.

В. М. Свешникова

ХАРАКТЕР ВОДНОГО БАЛАНСА У РАСТЕНИЙ ПУСТЫННО-СТЕПНЫХ СООБЩЕСТВ

С 7 рисунками

(Получено 24 V 1962)

Проблема баланса тепла и влаги на земной поверхности должна решаться в первую очередь для отдельных ландшафтов. Растительному покрову в балансе тепла и влаги принадлежит весьма большая роль. Нами осуществлен цикл исследований по одному из двух основных направлений этой проблемы — водному режиму растений зональных пустынных степей Центрального Казахстана.

К настоящему времени сложилось общее мнение о том, что регулирование водного бюджета у растений засушливых областей достигается главным образом за счет изменений в соотношении между относительной массой корней, массой и общей поверхностью транспирационных частей и в результате сезонных изменений в размерах испаряющей поверхности и ритме развития растений (Evenari, 1953; Биранд, 1955; Oppenheimer, 1960; Свешникова, 1962).

Однако нет сомнений и в том, что возможность существования растений в условиях аридной обстановки в первую очередь определяется комплексом их морфолого-биологических и физиолого-биохимических свойств и способностью перестраивать течение и интенсивность важнейших физиологических процессов (особенно водного режима) в продолжении дня и всей вегетации. Нам кажется, что понять, насколько успешно регулируется водный режим, возможно на основании сопоставления ритмов развития, показателей водного режима растений, изменений запасов влаги в почвах и развития транспирационной массы. Подобный комплексный анализ позволит, по-видимому, приблизиться к объяснению наличия тех или иных типов растительности на данной территории (Лавренко, 1959), что является одной из наиболее интересных задач экологии растений. Это позволит также понять, каким сочетанием различных жизненных форм со свойственным для каждой из них типом водного режима слагается то или иное сообщество.

В настоящее время об экологии и физиологии полупустынных и степных растений, в частности об одной из основных сторон их жизнедеятельности, а именно о водном режиме, можно судить по материалам ряда опубликованных работ. Первые исследования, касающиеся эколого-физиологической характеристики степных растений, принадлежат В. С. Ильину (1915), составившему ориентировочное представление об интенсивности испарения и ассимиляции растений луговых степей. Наибольшей обстоятельностью выделяются исследования П. А. Генкеля (1946), раскрывающие сложный характер засухоустойчивости ксерофитов, их водный режим. Им было показано, что по характеру водного режима ксерофиты степей Западной Сибири весьма разнообразны; они различаются по условиям водоснабжения, интенсивности транспирации, жаро- и засухоустойчивости, по способности переносить перегрев и обезвоживание. Для ряда растений, встречающихся в пустынной части Центрального Казахстана, Л. В. Климочкиной (1948) удалось определить изменения некоторых показателей водного режима на протяжении вегетации.

Изучение всех основных элементов водного режима кормовых растений Черных земель Ставрополья (южные сухие степи) Д. И. Колпиковым (1955, 1956, 1957) показало, что устойчивость к засухе обусловлена не экономной тратой влаги, а резкими колебаниями в интенсивности всех физиологических процессов. Автором выделена новая группа ксерофитов — «стипаксерофиты», — куда относится ряд степных злаков (*Stipa*, *Koeleria*, *Festuca*), интенсивно транспирирующих и довольно жароустойчивых.

Характеристика водного режима растений степей Анатолии (Биранд, 1955) основывается на материалах о строении и распределении корневых систем и осмотических спектрах. Как полагает автор, исследования гидратации дают возможность классифицировать сравниваемые растения по степени засухоустойчивости.

И, наконец, имеется ряд работ, характеризующих величину интенсивности транспирации и количество влаги, расходуемой на транспирацию некоторыми наиболее распространенными видами растений сухих и опустыненных степей Казахстана (Ян, 1959, Жатканбаев, 1959, 1960). Ими установлено, что дневные изменения потери воды растениями соответствуют ходу дефицита насыщения и температуре воздуха. Сезонные отклонения тесно связаны с выпадением осадков, определяющих количество доступной влаги в почвах, и повышением температур.

И. Н. Бейдеман (1960) показала, что сезонный ритм транспирации растений степных сообществ Казахстана и Восточной Сибири носит переменный характер, типичный для растений, произрастающих в условиях непромывного водного режима почв.

Как видно, для изучения водного режима степных растений разные авторы не применяли все четыре основные серии соответствующих показателей (содержание воды, водный дефицит, осмотическое давление, транспирация). Их внимание сосредоточивалось главным образом на характеристике транспирации, реже задачей исследования являлось установление ксерофитной природы какого-либо вида на основании данных об их водном режиме. Вместе с тем ясно, что, опираясь на какой-либо один из показателей водного режима растений, трудно судить о состоянии их водного хозяйства («waterrelation» по Walter, 1955) в целом, так как различия в поведении растений объясняются рядом факторов: разницей в их относительных запасах воды, различиями в осмотическом давлении и т. д. Поэтому необходимо одновременно по возможности изучить все основные показатели водного режима в течение вегетационного периода. Только таким образом может быть составлено верное представление о динамике накопления и потерь воды, об обеспеченности растений водой, о состоянии их водного баланса и соответствии его с условиями внешней среды.

В настоящем исследовании делается попытка объяснить существование одной из наиболее характерных степных растительных ассоциаций в пустынно-степной части Казахстана с точки зрения уравновешенности водного баланса у основных видов, составляющих эту ассоциацию.

Центральный Казахстан характеризуется континентальным климатом и резко выраженной засушливостью значительной части вегетационного периода. Как находит А. А Юнатов (1960), имеется полное основание наряду со среднеазиатским и монгольским выделить казахстанский тип пустыни, где незначительное годовое количество осадков распределяется почти равномерно по сезонам года. Это приводит к общему дефициту увлажнения в течение вегетационного периода, когда температуры особенно высоки.

В районе наших исследований выпадает в среднем 150 мм осадков. Наиболее высокая влажность характерна для зимних (76—82%) и осенних (76—78%) месяцев (рис. 1). В летние месяцы влажность наименьшая, от 48 до 64%, а в продолжение дня может опускаться до 20—30%. Дефицит насыщения в этот период становится наиболее сильно выраженным,

достигая 12 мб, тогда как в зимне-осенние месяцы он составляет менее 1 мб.

Общий запас влаги в почвах, образовавшийся в результате выпадения осадков на протяжении вегетационного периода, когда проводились наши исследования по водному режиму, составлял (по Жатканбаеву, 1960) в июне 161 мм, в июле 160 мм, августе 148 мм и сентябре 93 мм.

В годовом ходе температур воздуха (по данным метеостанции Жана-Арка) обращает на себя внимание весьма быстро осуществляющийся подъем температурного максимума от 0 до 17° с конца марта до середины апреля. От середины апреля до середины мая максимальная температура возрастает более умеренно, от 17 до 25°; до начала сентября она держится

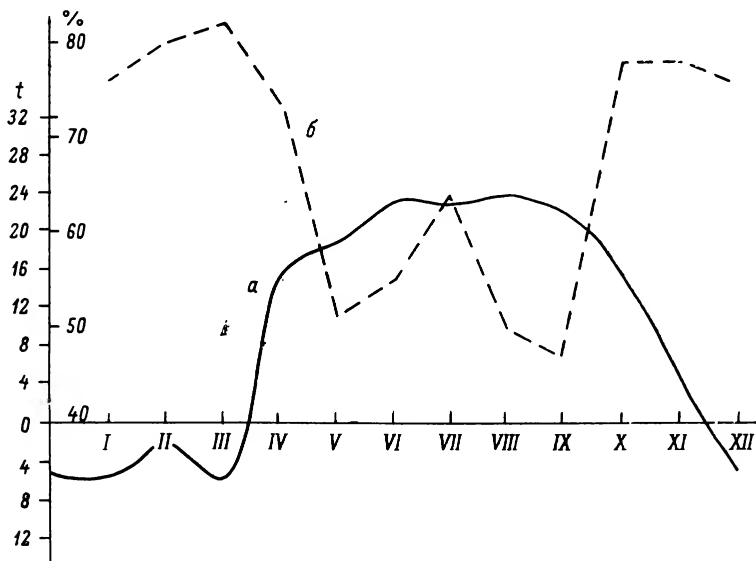


Рис. 1. Годовой ход максимальных температур и относительной влажности воздуха.

а — максимальная температура: *б* — относительная влажность.

все время на одном уровне (25°), срочная температура в этот период (средняя за месяц) 17—19°. Как видно, разница между максимальными и срочными температурами невелика. Таким образом, в течение 4—4.5 месяцев сохраняется одна и та же довольно высокая температура, что не может не оказывать сильного воздействия на жизнедеятельность растений и течение физиологических процессов. Понятно, что в связи с этим в Центральном Казахстане, как и во многих других аридных районах, при изучении растительного покрова должно быть устремлено особенное внимание на изучение водного баланса растений и почв.

Объектом для исследования водного баланса растений были избраны сообщества, относящиеся к основной для западной части Центрального Казахстана зональной белополынно-типчаково-ковылковой ассоциации (Stipa lessingiana+Festuca sulcata+Artemisia lercheana). Белополынно-типчаково-ковылковые степи располагаются узкими полосами на плоских или слабо наклоненных мелкосопочных равнинах на хорошо дренированных суглинистых, слабосолонцеватых почвах.

Основными потребителями почвенной влаги в белополынно-типчаково-ковылковых сообществах являются по существу только 5 длительно вегетирующих видов растений: ковылок — *Stipa lessingiana*, тырсик — *St. sareptana*, типчак — *Festuca sulcata*, полынь белая — *Artemisia lercheana*, прутняк — *Kochia prostrata*. Анализ структуры этой ассоциации, проведенный В. М. Понятовской, убедительно свидетельствует об этом. Так,

от общей истинной площади покрытия всего травостоя (около 30%) на долю дерновинных злаков приходится 70% (из них *St. lessingiana* 30%, *Festuca sulcata* 35%, *Stipa sareptana* 5%) и на долю полукустарничков 23% (из них *Artemisia lercheana* 21%, *Kochia prostrata* 2%). Остальные 7% площади занимает группа растений с коротким периодом вегетации, падающим на весну.

Таким образом, водный режим исследовался у 5 ведущих видов, занимающих 93% площади покрытия всего травостоя. Следовательно, изучая только эти виды, мы можем сказать, что исследовался водный режим всего сообщества.

Фитоценотическая роль основных видов неравнозначна: эдификаторами являются плотнодерновинные длительно вегетирующие злаки — евксерофил — *Stipa lessingiana* и эвриксерофил *Festuca sulcata* с широким панонноко-причерноморско-казахстанским ареалом. В качестве соэдификатора выступает эвксерофильный степно-пустынный полукустарничек *Artemisia lercheana* с казахстанским типом ареала. Наконец, ассектаторами являются *Kochia prostrata* с евразиатским ареалом и *Stipa sareptana*— восточно-причерноморско-казахстанский вид.

Ритмы развития дерновинных злаков и полукустарничков, составляющих основу сообщества, резко различны. Для дерновинных растений характерно сравнительно быстрое прохождение цветения, плодоношения и обсеменения (Борисова и Попова, 1961). В конце июня—начале июля у них наступает фаза «полупокоя». Вегетационный же период полукустарничков продолжается с конца апреля до конца сентября—начала октября (табл. 1).

Среди сравниваемых дерновинных злаков типчак отличается более ранним наступлением всех фаз (на 10—15 дней), более укороченным (на 5—10 дней) периодом полупокоя и обильным цветением и плодоношением. Все основные фазы развития протекают у тырсика (*Stipa sareptana*) зна-

ТАБ

Ритмы развития основных видов растений

(по данным

	Выход в трубку, отрастание генеративных побегов	Начало колошения или бутонизация	Цветение	
			начало	конец
Stipa lessingiana	Начало мая	Конец июня	Не было	
S. sareptana	Середина мая	30 V—10 VI	10 VI	15 VI
Festuca sulcata	Конец апреля	11 V	30 V	10 VI
Artemisia lercheana	20 V	5—15 VII	30 VIII	10 IX
Kochia prostrata	20 V	10 VI	20 VI	30 VII

чительно позже, чем у *Festuca sulcata*. Ковылок (*S. lessingiana*) занимает промежуточное положение. Полукустарнички отличаются от дерновинных злаков значительно более длительным, непрерывающимся вегетационным периодом и более поздним наступлением всех фенофаз.

Нарастание зеленой массы у изучаемых видов (по данным Понятовской, 1962) прекращается в разное время, что свидетельствует о неодновременном интенсивном использовании влаги из почвы. По данным И. В. Борисовой и Т. А. Поповой (1961), у ковылка нарастание массы с весны идет очень быстро (до начала июня), затем замедляется и дости-

гает минимума в период полупокоя. Падение прироста отмечается наиболее рано у тырсика (15 V), затем у полыни белой (конец июня) и ковылка (середина июля). Урожайность зеленой массы прутняка может быть выражена в виде выровненной, постепенно ниспадающей кривой.

Ритмы развития наземной массы растений, понятно, в значительной мере связаны с распределением корневых систем растений. В первом ярусе (основная масса до 40—60 см) располагается хорошо развитая корневая система (универсального типа) *S. lessingiana*; того же типа, но еще менее глубокую корневую систему имеет *Festuca sulcata*. Второй ярус, до глубины 80 см, составляется корнями *S. sareptana* и *Artemisia lercheana*. Горизонтальное простирание корней этих растений незначительно. Третий ярус занимает глубокопроникающая (до 125 см), но слабо ветвящаяся корневая система *Kochia prostrata*.

Более глубокое познание основных черт развития эдификаторов степных сообществ невозможно без изучения их водного режима, как одной из главных функций жизнедеятельности растений. Это тем более важно, что в пустынно-степной обстановке определяющим развитие растений является недостаток влаги.

Как уже говорилось выше, о состоянии водного хозяйства растений наиболее правильное суждение можно вынести, основываясь на одновременном изучении основных показателей их водного режима в течение всего сезона вегетации.

Содержание воды в листьях является общим показателем активной жизнедеятельности растений в различные периоды вегетации.

Изменение оводненности листьев у изучаемых видов растений в течение вегетационного цикла развития протекает следующим образом.

У дерновинных злаков она наиболее высока в мае (55—62%); в июне и июле происходит основное падение содержания воды в листьях (рис. 2). Как видно, оно значительно снижается у ковылей, начиная с конца июня,

ЛИЦА 1

белополынно-типчаково-ковылковых степей

И. В. Борисовой, 1959 г.)

Плодоношение		Обсеменение		Отрастание новых листьев	Длительность «полупокоя»
начало	конец	начало	конец		
				5—10	С конца июня до начала сентября.
15 VI	30 VI	30 VI	25 VII		
5 VI	20—25 VI	20 VI	15 VIII		С конца июня до начала августа или сентября.
10 IX	30 IX	15 IX	До снега		
5 VII	—	25 IX	—		

т. е. с момента наступления «полупокоя», и после этого состояние оводненности тканей листа остается долгое время примерно на одном и том же низком уровне (40%). Позже уменьшение содержания влаги идет постепенно. Раньше и сильнее, чем у других видов, обезвоживаются листья *S. lessingiana*. Листья типчака все время более насыщены водой, чем листья других злаков.

У полукустарничков, так же как и у дерновинных злаков, весной наблюдается максимальное содержание воды в листьях (65—73%). Только в июле обнаруживается заметное понижение влажности листьев; в сен-

тябре отмечается второй минимум в содержании воды. В течение лета обезвоживание у *Artemisia lercheana* выражено более резко, чем у *Kochia prostrata* (рис. 3); для прутняка характерно небольшое изменение коли-

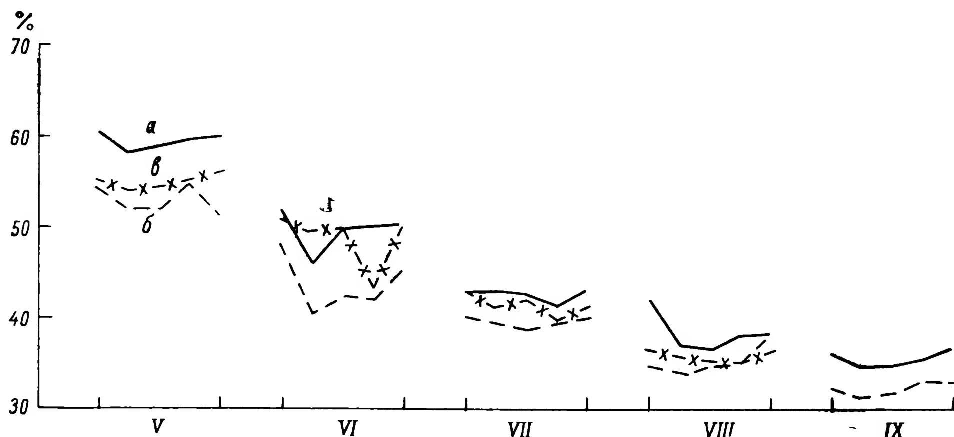


Рис. 2. Изменения содержания воды в листьях дерновинных злаков в течение вегетации.
а — Festuca sulcata; б — Stipa lessingiana; в — S. sareptana.

чества влаги, находящейся в листьях. На протяжении всего сезона развития содержание воды в листьях изменяется следующим образом (в %):

Artemisia lercheana	72—40	амплитуда	32%
Kochia prostrata	62—50	»	12
Stipa lessingiana	58—30	»	28
S. sareptana	58—30	»	28
Festuca sulcata	62—40	»	22

Как видно, наиболее сильно выраженные изменения оводненности листьев характерны для полыни белой, затем для ковылей, и наименьшие для прутняка.

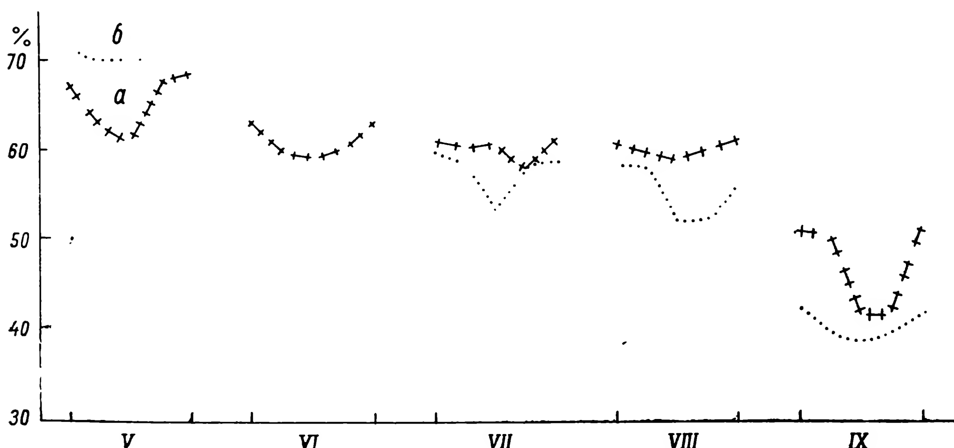


Рис. 3. Изменения содержания воды в листьях полукустарничков в течение вегетации.
а — Kochia prostrata; б — Artemisia lercheana.

Интересно, что у некоторых из этих видов, произрастающих в условии южных сухих степей Ставрополья, обезвоживание протекает значительно менее интенсивно: у дерновинных злаков изменения в содержании

воды в течение вегетации составляют 9—17%, а у прутняка всего 3% (по данным Колпикова, 1955, 1956, 1957).

Средние значения водного дефицита для исследованных нами растений (по методу Красносельской-Максимовой, 1923 г.) невелики; по-видимому, они не превышают нормальных дневных отклонений, изменяясь у разных видов от 4.8 до 9.7% (табл. 2). Наименьшие значения водного дефицита наблюдались у *Festuca sulcata* (4.8%), наибольшие — у *Kochia prostrata* (9.7%). У полукустарничков как средние, так и максимальные величины (16—20.0%) водного дефицита выше, чем у злаков (8—15%). Особенно

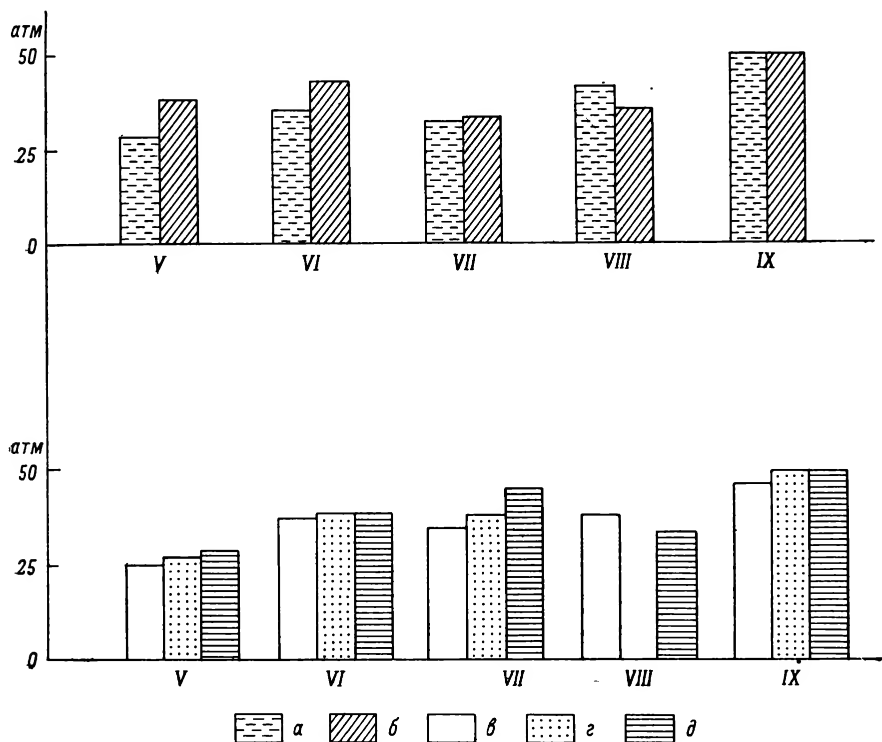


Рис. 4. Изменения осмотического давления в листьях растений в течение вегетации (средние величины за месяц).

а — *Artemisia lercheana*; б — *Kochia prostrata*; в — *Stipa sareptana*; г — *S. lessingiana*; д — *Festuca sulcata*.

резко выраженный водный дефицит был обнаружен у ковылка уже 19 VI, у тырсика и прутняка 10 VII, у полыни белой лишь 30 VII—9 VIII.

Располагая данными об осмотическом давлении клеточного сока растений, мы могли судить как о состоянии в них воды, так и о степени напряженности водоснабжения в условиях пустынно-степной обстановки. У растений эдификаторов и соэдификаторов белополынно-типчаково-ковылковой ассоциации даже средние (за месяц) величины достигают весьма высоких значений — 40 атм. Эта величина близка у трех сравниваемых видов злаков, но оказывается несколько пониженной у тырсика и повышенной у типчака (рис. 4).

Концентрация клеточного сока (средняя за месяц) у дерновинных злаков в течение вегетации постепенно нарастает: в мае составляет 24.7—28.5 атм., затем в июне она заметно повышается и до конца июля поддерживается примерно на одном уровне (37.3—39.2 атм.). Максимальная концентрация отмечена в сентябре, когда она доходит до 45.4—48.7 атм. У полукустарничков изменения средней величины осмотического давления

ТАБ

Водный дефицит (в %) у растений белополынно

	20 V	1 VI	4 VI	10 VI	19 VI	30 VI
Stipa lessingiana	—	5.5	4.1	8.0	8.9	4.0
S. sareptana	5.0	5.0	2.0	3.0	1.0	2.0
Festuca sulcata	7.0	2.0	—	5.0	5.0	5.0
Artemisia lercheana	1.0	0	3.6	8.0	8.0	8.0
Kochia prostrata	4.0	8.0	2.0	—	11.5	3.0

протекают следующим образом: концентрация клеточного сока у них выше, чем у злаков, и в мае (превышение может достигать 9 атм.), и в сентябре, в конце развития (превышение на 3—4 атм.). На протяжении мая,

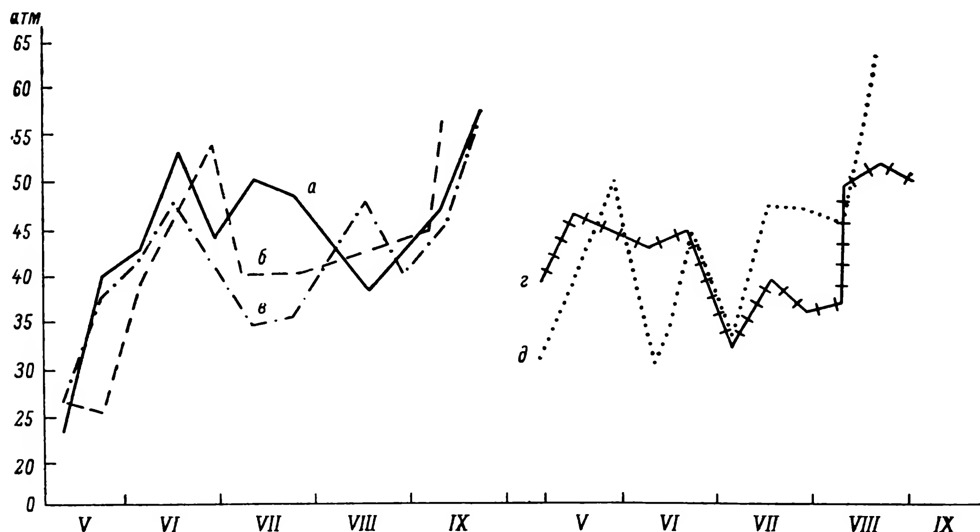


Рис. 5. Изменения максимальной величины осмотического давления в листьях растений в течение вегетации.

а — *Festuca sulcata*; *б* — *Stipa lessingiana*; *в* — *S. sareptana*; *г* — *Kochia prostrata*; *д* — *Artemisia lercheana*.

июня и июля осмотическое давление в листьях полукустарничков, особенно у прутняка, остается на довольно постоянном уровне.

Анализируя ход максимальных величин осмотического давления, приуроченных обычно к моментам наиболее острого недостатка влаги, и действие высоких температур в течение дня, мы имеем возможность представить потенциальное напряжение этого показателя водного режима. У исследованных нами видов растений максимальное значение концентрации клеточного сока таково: *Kochia prostrata* — 48.0 атм., *Stipa lessingiana* — 55.7, *S. sareptana* — 57.4, *Festuca sulcata* — 57.0, *Artemisia lercheana* — 61.0 атм.

В сезонном ходе осмотического давления особенно резкий подъем наблюдается в июне, однако наиболее высоких величин оно достигает в сентябре (рис. 5). Выпадение осадков в июле вызывало заметное снижение максимальной величины концентрации клеточного сока. Среди плотнодерновинных злаков наиболее высокий уровень и средних и максимальных (57 атм.) величин осмотического давления показывает *Festuca*

ЛИЦА 2

типчаково-ковылковой ассоциации (1959 г.)

10 VII	30 VII	9 VIII	20 VIII	1 IX	10 IX	18 IX	Средняя величина	Максимальная величина
7.1	3.3	8.0	—	—	—	—	6.1	8.9
15.0	2.0	25.0	—	—	—	—	5.5	13.0
6.0	5.0	8.0	—	3.0	6.0	1.0	4.8	6.0
—	11.0	16.0	2.0	—	9.0	11.0	7.8	15.0
14.0	7.0	+5.0	—	20.0	27.0	15.0	9.7	18.0

sulcata, что свидетельствует о бо́льших, чем у других видов, затруднениях в водоснабжении. Уровень максимальных значений осмотического давления полыни большую часть времени выше, чем у прутняка.

Интересно обратить внимание на амплитуду величин максимальной концентрации клеточного сока у изученных видов. Эта амплитуда на протяжении всего периода развития оказывается весьма большой у *Artemisia lercheana* (31 атм.) и *Stipa lessingiana* (28 атм.). Менее велик разброс максимальных значений у *S. sareptana*, *Festuca sulcata* и *Kochia prostrata* (всего 10 атм.).

Ход кривых, характеризующих дневные изменения осмотического давления у обоих видов ковылей, весьма выровнен и сильно отклоняется у типчака. Еще более резко колеблется концентрация клеточного сока у полыни белой. Наступление дневного максимума обычно отмечается в послеполуденные часы, причем наиболее поздно у ковылей, и особенно рано у прутняка.

В целом осмотический спектр (Walter, 1950) для растений белополынно-типчаково-ковылковых сообществ пустынно-степных частей Казахстана укладывается, по нашим данным, в пределы 26—61 атм., для некоторых же эфемероидов (по данным Климочкиной, 1948) — в пределы 10—15 атм. и галофитов — 28—61 атм. Весь раннелетний осмотический спектр растений анатолийских степей в Турции (Биранд, 1955) заключен в пределах 16—26 атм., а летний 26—32 атм.; у растений степных пространств Западной Сибири (Генкель, 1946) он колеблется между 20 и 37 атм. и, наконец, у травянистых растений Североамериканских прерий (Walter, 1950) — между 38 и 55 атм.

Как видно, в условиях весьма резко выраженной засушливости осмотический спектр растений располагается примерно в одних и тех же границах у растений, населяющих опустыненные степи Казахстана и Североамериканские прерии. Размеры осмотического спектра у растений луговых степей Анатолии и Западной Сибири отражают более мезофильный характер условий их существования. Наконец, сравнение найденных нами величин концентрации клеточного сока, относящихся непосредственно к отдельным видам растений (дерновинные злаки, прутняк), с данными Колпикова (1955, 1956, 1957) показало, что колебания этих величин в условиях южных сухих степей значительно меньше: в пределах 16—31 атм. у злаков (*Festuca sulcata*, *Stipa joannis*, *Koeleria gracilis*) и 21—29 атм. у прутняка. Следовательно, здесь растения испытывают меньшие затруднения в водоснабжении.

Рассматривая следующий важнейший элемент водного режима растений — транспирацию[1] на протяжении всего их сезонного развития, было

---

[1] Имеются в виду опубликованные данные Жатканбаева (1959, 1960), полученные в Жана-Аркинском районе в период проведения наших опытов.

обнаружено, что среди изученных видов наиболее высокий уровень ее свойствен *Artemisia lercheana*. Менее активно потеря воды происходит у *Kochia prostrata*. Среди дерновинных злаков высокой транспирацией отличается *Festuca sulcata*. *Stipa lessingiana* и *S. sareptana* относятся к более слабо транспирирующим видам.

Сезонные изменения интенсивности транспирации особенно напряженны у полыни (рис. 6), так как потери воды на транспирацию в течение вегетации протекают у нее с наибольшими отклонениями. Транспирация *Festuca sulcata* в отличие от ковылей на протяжении периода вегетации поддерживается почти без изменений, на высоком уровне;

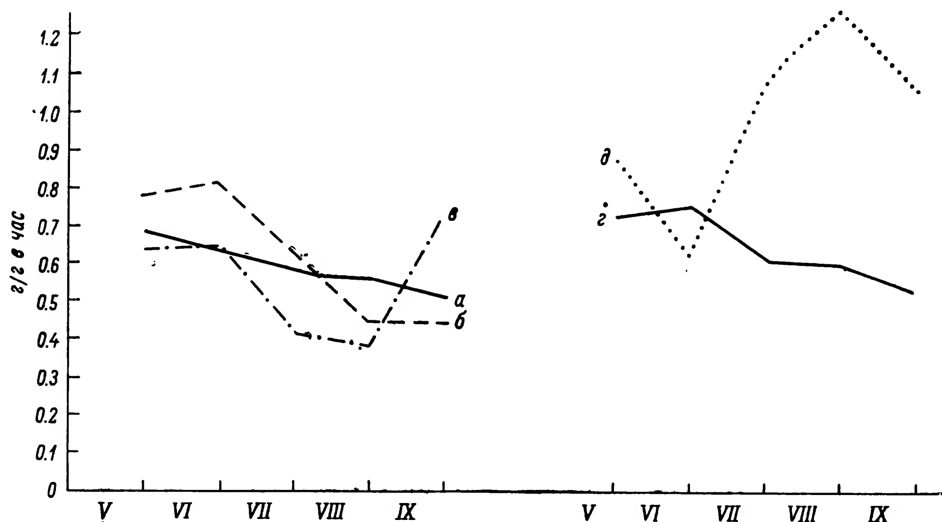


Рис. 6. Изменение интенсивности транспирации растений в течение вегетационного периода (в граммах на 1 г сырого веса в 1 час).

а — Festuca sulcata; б — Stipa lessingiana; в — S. sareptana; г — Kochia prostrata; д — Artemisia lercheana.

максимум наступает уже в мае. Для ковылей характерен заметный спад интенсивности транспирации с середины июля; максимальная скорость транспирации отмечается в конце июня—начале июля.

Минимальные значения транспирации у всех видов регистрируются в сентябре; наибольшие скорости транспирации отмечаются в период максимального количества тепла и влаги. В условиях пустынно-степной части Казахстана максимальная величина транспирации у ковылей составляет 770 мг, у типчака 680—700 мг, у полыни 830—1280 мг, у прутняка 710—760 мг. Как видно, максимальные величины оказываются близкими у большинства основных видов, составляющих это сообщество, за исключением полыни.[1]

Ввиду достаточно высокой интенсивности транспирации у растений рассматриваемых нами белополынно-типчаково-ковылковых сообществ важно выяснить, как развиты у них приспособления, ограничивающие потери воды.

К такого рода приспособлениям могут быть отнесены движения устьиц. Ритм устьичных движений у дерновинных злаков[2] оказался довольно

[1] Интересно, что в обстановке сухих южных степей, где почва известный период более богата (Колпиков, 1955, 1956, 1957) доступной влагой, у дерновинных злаков отмечаются весьма высокие максимальные величины транспирации (3400—4300 мг); у прутняка транспирация там также выше (1100 мг).

[2] Ежечасные определения производились по методу Молиша (Molish) с 6 до 21 часа. Циклы таких определений повторялись через каждые 8—9 дней на протяжении сезона вегетации.

ярко выраженным. Так, у ковылка и тырсика даже в весеннее время при оптимальном сочетании влаги и тепла не все устьица оказываются полностью открытыми. Средняя степень отомкнутости устьиц регистрируется до 10—15 VI. У *Stipa lessingiana* после 15 VI и до конца вегетации в течение дня только часть устьиц приоткрыта; у *S. sareptana* такая картина наблюдается с конца июня. В отличие от ковылей у типчака полное зияние всех устьиц отмечено до 20 VI, между 20 VI—10 VII большая часть устьиц полуоткрыта, после 10 VII они смыкаются еще более и только слегка приоткрыты.

У полукустарничков устьица обычно широко открыты. Ритмическое движение устьичных щелей не выражено. Как видно, различия в состоянии устьиц у злаков и полукустарничков весьма отчетливы; если первые могут быть отнесены к растениям, у которых транспирация в какой-то мере регулируется устьичными движениями, то для вторых они не играют роли такого регулятора.

Вероятно, немалое адаптационное значение в жизни ряда степных растений принадлежит ритмам движения их листовых пластинок в течение дня и всей вегетации (Свешникова, 1962). Как нам кажется, этот ритм достаточно ярко отражает приспособление растений, предотвращающее излишнюю потерю воды, так как в условиях наиболее затрудненного водоснабжения степень свертывания листьев заметно возрастает.

Действительно, у дерновинных злаков с усилением напряженности факторов внешней среды степень и число свернутых листьев увеличиваются (метод учета описан в нашей статье — Свешникова, 1962). Так, свертывание листовых пластинок дерновинных злаков начинается весной в 10—11 часов утра, летом — в 8 часов, а осенью — снова несколько позже (с 9 часов).

Мы сравнивали соотношение числа полностью свернутых, неполностью свернутых и развернутых листовых пластинок. Оказалось, что довольно большое количество развернутых листовых пластинок на протяжении всей вегетации характерно для *Stipa lessingiana* (большую часть времени развернуто около 30% листьев) и *S. sareptana* (30—40%), но их весьма мало (10—20%) у *Festuca sulcata*. Продолжительность времени, в течение которого наблюдается полное свертывание листовых пластинок в течение дня, составляет у *S. lessingiana* 2—7 часов (рис. 7, *а*), у *S. sareptana* 3—8 часов (рис. 7, *б*), у *Festuca sulcata* 4—6 часов (рис. 7, *в*), причем у ковылка полное свертывание листовых пластинок, как правило, отмечается только в августе, тогда как у тырсика обычно уже в июне, а у типчака — в мае.

Наибольшее количество свернутых листьев в продолжение дня регистрируется у типчака, начиная с 12 часов, у ковылка — с 14 часов и у тырсика — только с 15 часов. В зависимости от погодных условий, главным образом температур и сухости воздуха, степень свернутости листовых пластинок на протяжении дня у различных видов неодинакова: у ковылка чаще всего от 50 до 70% листьев бывает полностью свернутыми, у тырсика от 50 до 90%, у типчака до 100%.

Как видно, при обитании в одном сообществе реакция на наступление длительного засушливого периода у трех сравниваемых видов дерновинных злаков оказывается неодинаковой. Типчак выделяется наиболее быстро совершающимися процессами свертывания и развертывания листовых пластинок.

У дерновинных злаков (рис. 7) с нарастанием напряженности ведущих факторов внешней среды заметно увеличивается как количество, так и степень свернутости листьев; только с середины августа этот процесс ослабляется.

Итак, общими чертами водного режима исследованных видов растений белополынно-типчаково-ковылковых зональных сообществ являются высокий осмотический уровень с начала вегетации и его последующее на-

растание, заметное обезвоживание листьев в течение вегетации и высокая интенсивность транспирации; все это свидетельствует о напряженном водоснабжении в условиях пустынно-степной части Центрального Казахстана.

Дерновинные злаки испытывают бо́льшие затруднения в водоснабжении, чем полукустарнички. Доказательством этого могут служить рано наступающее сильное обезвоживание и значительный водный дефицит в листьях (у ковылей 20—30 VI, у полыни 30 VII). По-видимому, перестройка водного режима у дерновинных злаков происходит менее активно, чем у полукустарничков, так как максимальные концентрации клеточного сока в их листьях регистрируются позже.

У полукустарничков водный дефицит выражен сильнее, чем у дерновинных злаков, уровень транспирации и осмотического давления у них выше. Существенное различие между ними в характере водного режима состоит в том, что максимальные величины концентрации клеточного сока у полукустарничков наблюдаются гораздо раньше (на месяц), чем у злаков.

При общем для всех исследованных видов напряженном водном режиме в их водном балансе достаточно ярко проявляются и некоторые индивидуальные черты. Так, например, у типчака по сравнению с ковылями наиболее высок уровень средних и максимальных значений осмотического давления; дневной ход осмотического давления у типчака сильно отклоняющийся, у ковылей — выровненный. Транспирация в течение всего периода вегетации у типчака остается высокой — максимум у него наступает уже в мае, а у ковылей только в конце июня. Типчак выделяется и по быстроте реакции на действие высоких температур, уменьшая испарение путем энергичного свертывания листовых пластинок.

Для водного режима полыни в отличие от прутняка характерны повышенная скорость транспирации и максимальное осмотическое давление, весьма резкие изменения осмотического давления и большая степень обезвоживания листьев на протяжении всего периода вегетации.

Балансирование водного бюджета осуществляется у различных видов не совсем одинаковым путем. Господствующим растениям, как например ковылок, свойственна способность обезвоживаться раньше и сильнее растений других видов, а также повышать осмотическое давление до размеров, характерных для таких пустынных видов, как полынь белая. Более или менее благоприятное регулирование водного баланса соответственно общей резко выраженной засушливости местообитаний обеспечивается умеренной транспирацией и приспособлениями, ограничивающими потерю воды (свертывание листьев, движение устьиц). Однако ритм развития дерновинных злаков, в частности быстрое прохождение всех фенофаз и наступление летнего «покоя», свидетельствует и о переживаемых ими затруднениях в водоснабжении.

Наиболее подвижным водным балансом отличается полынь белая, напротив, водный режим прутняка перестраивается неактивно. На это указывает малоизменяющиеся в продолжении вегетации скорость транспирации и оводненность листьев, так же как и относительно высокий уровень концентрации клеточного сока прутняка. Очевидно, непластичный характер водного баланса *Kochia prostrata* является одной из причин его незначительного участия в строении сообществ пустынно-степной зоны.

Понятно, что в регулировании водного баланса дерновинных злаков и полукустарничков наряду с различным уровнем транспирации и разновременным наступлением ее максимумов значительная роль принадлежит и различиям в строении и распределении корневых систем, использующих влагу различных горизонтов почвы. Однако главную роль в адаптации растений к пустынно-степным условиям существования играет, очевидно, характер водного баланса в целом. Действительно, как удалось нам показать, у растений господствующих и согосподствующих основные показатели водного режима в течение вегетационного периода изменяются различным образом. В результате формируются сообщества с более или

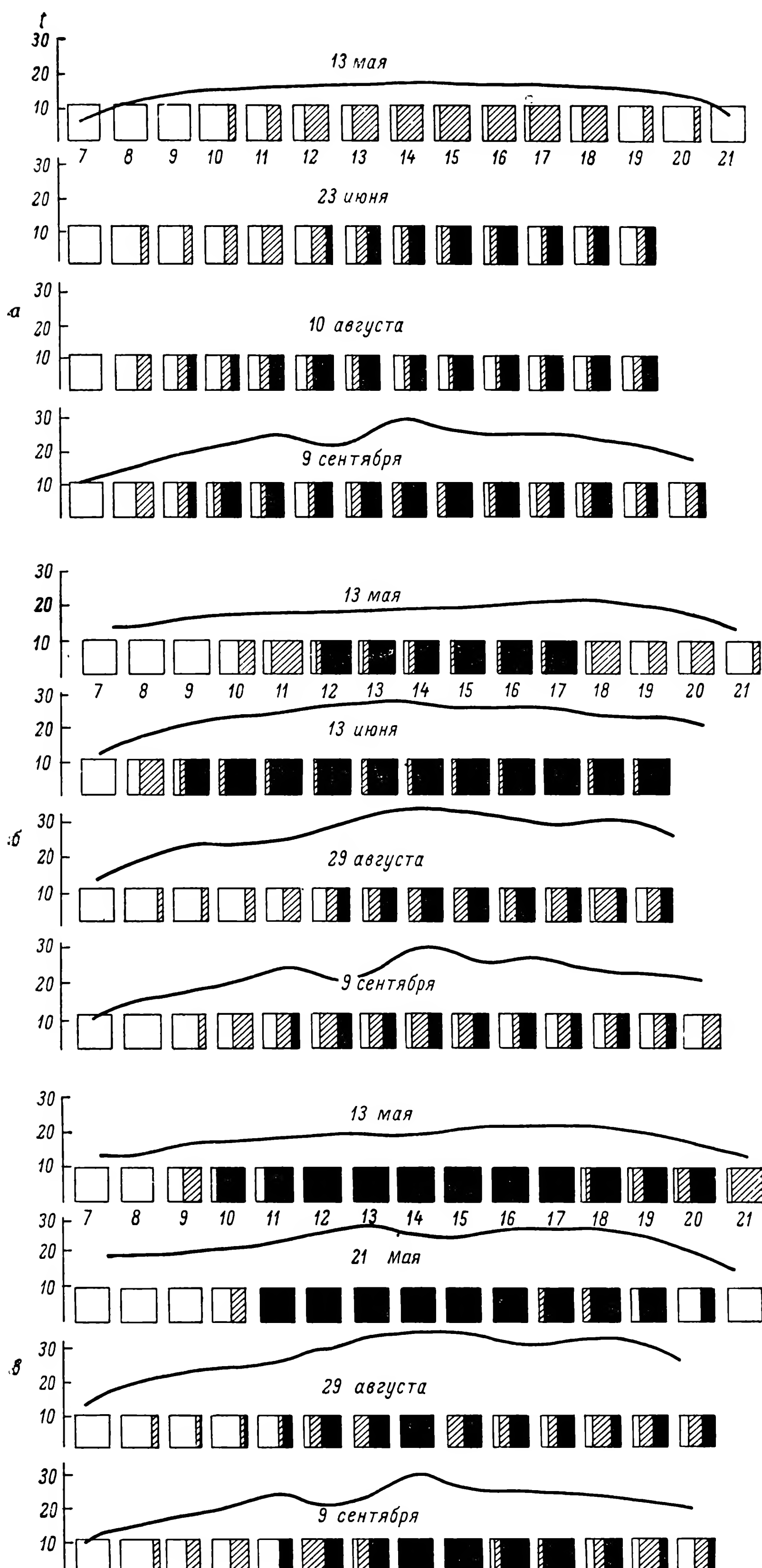


Рис. 7. Ритмы свертывания листовых пластинок.

а — *Stipa lessingiana*; *б* — *S. sareptana*; *в* — *Festuca sulcata*. *Белым* показаны листовые пластинки полностью раскрытые; *косыми линиями* — полуоткрытые; *черными* — полностью свернутые.

менее определенным набором жизненных форм, сочетающихся по многим присущим им качествам и свойствам, в том числе и по типу их водного режима.

Анализ структуры зональных белополынно-типчаково-ковылковых сообществ (Понятовская, 1962) показал, что они слагаются небольшим числом многолетних видов; только 30% из них являются степными, остальные 70% представлены пустынно-степными и степно-пустынными видами. С нашей точки зрения, это наряду со многими другими причинами можно объяснить более успешным регулированием водного баланса видами двух последних категорий. Эти виды растений оказываются более приспособленными к условиям существования в пустынно-степной обстановке, причем среди них ведущая роль принадлежит многолетникам.

Как нам представляется, тип водного режима и пути балансирования водного бюджета у многолетних растений позволяют понять, почему именно они являются строителями устойчивых зональных сообществ. Эфемеры и эфемероиды в силу характера их водного баланса [1] являются лишь кратковременными компонентами в рассматриваемом сообществе, о чем говорят данные по их проективному и весовому обилию (Понятовская, 1962). Такая роль их в этом сообществе может быть объяснена наряду с другими особенностями характером их водного режима.

ЛИТЕРАТУРА

Бейдеман И. Н. (1960). Ритм сезонного хода интенсивности транспирации растений при разных типах почв в различных климатических условиях. Бот. журн., 8. — Биранд Х. (1955). Растительный покров Центральной Анатолии и ее водный баланс. Гидрогеолог. и гидролог. аридной зоны Земного шара, 11. — Борисова И. В. и Т. А. Попова. (1961). Опыт комплексной характеристики *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr. Матер. Казахстанск. конф. по проблеме: Биолог. комплексы районов нового освоения, их рац. использ. и обогащения. — Генкель П. А. (1946). Устойчивость растений к засухе и пути ее повышения. Тр. инст. физиолог. раст., 5, 1. — Жатканбаев Ж. (1959). Транспирация некоторых видов растений в условиях полупустынного климата Казахстана. Изв. АН Казахск. ССР, сер. бот. и почв., 316. — Жатканбаев Ж. (1960). Эколого-физиологическое изучение некоторых видов растений в условиях полупустынного климата Казахстана. Бот. журн., 11. — Ильин В. С. (1915). Испарение и ассимиляция степных растений. Изв. Акад. наук, IX, 1. — Климочкина Л. В. (1948). Водный режим пустынных растений Центрального Казахстана. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. IV. Эксперим. бот., 6. — Колпиков Д. И. (1955). Кормовые растения черных земель Ставрополья в связи с изучением сезонных особенностей их водного режима. Матер. по изуч. Ставроп. края, 7. — Колпиков Д. И. (1956). Новые данные о водном режиме кормовых растений целинных земель Ставрополья. Тр. Ставроп. с.-х. инст., VII. — Колпиков Д. И. (1957). Сравнительное изучение водного режима и засухоустойчивости стипаксерофитов. Сб. памяти акад. Н. А. Максимова. — Лавренко Е. М. (1959). Гидротермические факторы, география и экология растительного покрова. Матер. к III съезду Геогр. общ. Союза ССР. — Понятовская В. М. (1962). Опыт морфологического изучения растительного сообщества (на примере пустынных степей). Пробл. бот., VI. — Свешникова В. М. (1962). О некоторых эколого-физиологических особенностях ковылей-эдификаторов степных фитоценозов. Пробл. бот., VI. — Юнатов А. А. (1960). О некоторых эколого-географических закономерностях растительного покрова Синьцян-Уйгурского автономного района. В сб.: Природные условия Синьцяна. — Ян Бао-Чжень. (1959). Интенсивность транспирации некоторых видов грудницево-типчаково-ковылкового сообщества сухих степей Центрального Казахстана. Бот. журн., 12. — Evenari M. (1953). The water balance of plants in deserconditions. Desert Research Intern. symposium Yerusalem. — Oppenheimer H. R. (1960). Adaptation to drought; Xerophytism. Plant water relatation ships in arid and semi-arid conditions. Rev. of Research Unesco. — Walter H. (1950). Einführung in die Phytologie. I. Die Grundlagen des Pflanzenverbreitung. Standortslehre. — Walter H. (1955). Water economy and the Hydratur of Plants. Ann. Rev. of plant phys., 6.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

[1] В данной статье мы не имеем возможности привести соответствующие материалы, касающиеся характеристики водного режима этих растений.

THE CHARACTER OF THE WATER-BALANCE IN THE PLANTS OF DESERT-STEPPE COMMUNITIES

By V. M. Sveshnikova

SUMMARY

In these studies of the water-balance of plants inhabiting the desert-steppe part of Kazakhstan all the main characteristics of their water regime, such as the water content, water deficiency, osmotic pressure and transpiration, were determined throughout the vegetative period. The object of the investigation were the communities belonging to the main association of this zone (Stipa lessingiana+Festuca sulcata+Artemisia lercheana).

The evidence of the scarcity of the water supply of these plants under the conditions of Kazakhstan is afforded by such features of the water regime, common for all the principal species of these communities, as the high osmotic level, high transpiration rate and the perceptible dehydration of leaves. The turf-forming grasses suffer from insufficient water supply more than subshrubs.

The establishment of the water-balance in the dominant plants is accomplished in a way not quite identical to that in the co-dominant species, since the main characteristics of the water regime of these plants change somewhat differently during the vegetative period. The most mobile water balance is observed in *Artemisia lercheana*; on the contrary, the water regime of *Kochia* is rather inert.

А. Н. Лукичева

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ ВЕРХОВЬЕВ РЕКИ МУНЫ (СЕВЕРО-ЗАПАДНАЯ ЯКУТИЯ) И ВЛИЯНИЕ НА НЕЕ НОВЕЙШЕЙ ТЕКТОНИКИ

С 1 рисунком

(Получено 12 VIII 1962)

Растительность северо-западной Якутии, расположенной в подзоне северной тайги, изучена недостаточно. Лишь за последние годы в результате пока еще немногочисленных исследований (Сочава, 1957; Загребина, 1960; Лукичева, 1960; Букс, 1961; Иванова, 1961) выявляются особенности растительности этой территории.

В настоящей статье дается описание растительности участка верховьев р. Муны, обследованного автором в 1958 г. совместно с экспедицией Лаборатории аэрометодов АН СССР.

Район сложен комплексом осадочных карбонатных пород верхнекембрийского возраста, представленных суханской и мархинской свитами; характерно чередование пачек пород различного литологического состава. Залегание пород почти горизонтальное со слабым наклоном к юго-западу. На фоне полого падающих пород развиты мелкие пликативные структуры.

Рельеф представляет полого-холмистое плато (350—400 м над ур. м.), расчлененное густой сетью речных долин. Плато сформировалось в условиях медленных тектонических поднятий (происходящих и сейчас) и прогрессивной эрозии и денудации, которая постоянно омолаживала рельеф. Преобладают поверхности структурно-денудационного генезиса, аккумулятивные же имеют ограниченное распространение (главным образом на дне речных долин). При однородном типе полого-холмистого рельефа на междуречьях развиваются различные формы склонов: пологие, крутые, ступенчатые; каменистые россыпи, плоские и выпуклые водоразделы и т. п. Разнообразие форм мезорельефа обусловлено не только общей расчлененностью территории, но и тем, что эрозия и денудация накладываются здесь на неоднородный литологический субстрат, а также на различного типа мелкие структуры, влияющие на ход выветривания. Коренные породы прикрыты неглубоким плащом щебенчато-суглинистого материала различной мощности в зависимости от формы склонов. На породах, устойчивых к выветриванию, развиваются каменистые обнажения.

Большое влияние на рельеф оказывает вечная мерзлота. Глубина оттаивания ее колеблется от 10—20 см (на плоских формах рельефа) до 1.5—2 м (на крутых хорошо дренированных склонах). С мерзлотными и мерзлотно-эрозионными процессами связаны главным образом следующие микроформы рельефа: микрокочковатость, делли на склонах, термокарстовые котловинки и т. д. На склонах имеет место солифлюкция, которой благоприятствуют мерзлые грунты и наличие суглинистого плаща, способного к оползанию.

В современную эпоху (как отмечают геологи и геоморфологи) наблюдается активизация тектонических поднятий. Активизация прежде всего отразилась на усилении эрозионной деятельности рек,[1] в результате

[1] Л. В. Зорин (1957) объясняет оживление эрозионной деятельности многих рек Сибири потеплением климата за последнее время, благодаря чему водный поток получает дополнительное питание за счет оттаивания мерзлоты.

которой долина р. Муны врезалась и произошло спрямление ее русла. На поверхности пойменной террасы широко распространены старицы, свидетельствующие о том, что раньше Муна протекала в более спокойной тектонической обстановке. Прогрессивный эрозионный врез подчеркивается и другими геоморфологическими чертами (цокольные террасы, широкое распространение галечников вдоль русла, каменистых грунтов и солифлюкционных явлений на междуречьях и т. д.). Как будет показано ниже, тектоническое поднятие страны отражается и на особенностях растительного покрова.

Растительность северной тайги Средней Сибири бедна по флористическому составу, но несмотря на это она разнообразна по набору ассоциаций и частой смене их на небольшой площади. Пестрота растительности связана с пестротой мезо- и микрорельефа, определяемой особенностями развития рельефа в условиях неоднородного литологического субстрата, вечной мерзлоты и эпейрогенеза. Растительность чутко реагирует на малейшие изменения дренажа, увлажнения, глубины оттаивания мерзлоты, подвижности и механического состава грунтов.

В растительности обследованного района мы выделяем следующие сочетания, типичные для генетически различных форм рельефа.

Группировки зарастающих прирусловых галечников

Для прирусловой поймы р. Муны (как и для многих других рек Сибирской платформы) очень характерно развитие галечных отложений. Они протягиваются вдоль русла то более широкой, то узкой полосой, свидетельствуя о постоянном врезании реки. В результате врезания галечники оказываются на разных уровнях и выходят из зоны интенсивного заливания. Этот геоморфологический процесс подчеркивается последовательным зарастанием галечников. Наблюдались различные стадии зарастания галечников по мере выхода их из зоны интенсивного заливания.

В прирусловой галечной полосе механическое воздействие водного потока во время половодья является наиболее интенсивным; экологические условия здесь крайне неблагоприятны, поэтому набор видов невелик и сомкнутость покрова низкая. Отмечались следующие виды: *Allium schoenophrasum* L., *Archangelica decurrens* Ldb., *Salix fumosa* Turcz. и др.

Первая стадия зарастания характерна для косовых отложений, несколько приподнятых над урезом воды, где к галечнику примешан супесчаный аллювий. После весеннего паводка косы освобождаются от воды, летом почвы с поверхности пересыхают. На косах развивается сомкнутая, богатая по видовому составу растительность. Преобладают разнотравно-дриадовые сообщества. Кое-где встречаются молодые лиственницы, но они обычно не выносят сильного весеннего паводка. Большую роль в закреплении галечников играют *Dryas grandis* Juz., *Thesium refractum* C. A. M., *Astragalus alpinus* L., *Thymus serpyllum* L. Флористический состав трав здесь богатый (*Castilleja pallida* Kunth., *Galium boreale* L., *Silene repens* Patr., *Polemonium boreale* Adams, *Aster alpinus* L. и др.) и специфичный для галечных местообитаний.

Вторая стадия зарастания галечников наблюдалась на повышенных участках поймы, вышедших из зоны интенсивного заливания. Галечник здесь перекрыт супесчано-суглинистым аллювием и заселяется лиственницей. Она отличается пышно развитыми кронами и отсутствием в древостое старых деревьев, что свидетельствует о недавнем поселении здесь леса. Покров лиственничников на прирусловых поймах неоднороден.

Лиственничный молодняк можжевельниковый с разнотравьем. Встречается на поймах, где галечник перекрыт неглубоким плащом (10—20 см) илисто-песчаных наносов. Грунтовые воды залегают на глубине 1—1.3 м. В кустарниковом ярусе пышно развит можжевельник (*Juniperus sibirica* Burgsd.), что можно объяснить наличием

в составе аллювия галечников. Другие кустарники (*Betula fruticosa* Pall., *Potentilla fruticosa* L.) встречаются реже.

В составе травяного покрова отмечается ряд видов, свойственных 1-ой стадии зарастания галечников (например, *Dryas grandis*, *Astragalus alpinus* и др.), но обилие их невелико. Большую роль в покрове играет *Pulsatilla multifida* (Pritzel.) Juz., встречаются *Festuca supina* Schr., *Scorzonera radiata* Fisch. и т. д.

В напочвенном покрове отмечаются редкие куртинки мхов — *Thuidium abietinum* (Schwaegr.) Br., Sch. et Gmb., *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. и др.

Лиственничный молодняк разнотравно-кустарниковый. Встречается на повышенных поймах, но на более влажных почвах, чем выше рассмотренная ассоциация. Галечник перекрыт легкими фракциями мощностью до 50 см. В этой стадии зарастания поймы развивается густой кустарниковый ярус из *Potentilla fruticosa*, *Betula fruticosa* с участием *Salix pyrolifolia* Ldb. и *S. hastata* L.

Влажные почвы благоприятствуют развитию богатого травяного яруса, в составе которого отмечены *Pulsatilla multifida*, *Linum komarovii* Juz., *Festuca supina*, *Euphrasia tatarica* Fisch., *Saussurea alpina* (L.) DC. и др. Покрытие мхами составляет 30—40%.



Описанный ряд растительности представляет ряд зарастания галечников. Галечники в процессе врезания реки, обусловленного тектоническим поднятием, освобождаясь последовательно от интенсивного заливания, подвергаются залесению. В залесении их участвуют лиственница, ель в первых стадиях залесения не отмечена.

Растительность речных террас

На дне речных долин основную площадь занимает пойменная терраса. К ней примыкают неодинаково сохранившиеся надпойменные террасы. Более древние надпойменные террасы на склонах речных долин размыты, что подчеркивает процесс врезания реки.

Пойменная терраса сформировалась в современный период в результате эпейрогенеза. Она вышла из зоны интенсивного заливания или заливается только в краевой части. По характеру аллювиальных отложений пойменная терраса очень сходна с надпойменными террасами. В низах разреза почти повсюду преобладают галечники; они перекрыты супесчано-суглинистыми и торфянистыми отложениями мощностью до 1 м и более. Плоский рельеф, наличие суглинистых отложений и неглубокое оттаивание мерзлоты обусловливают господство моховых лиственничных лесов на террасах. Большое влияние на растительность оказывает здесь более интенсивное блуждание реки в прошлом. Так, на поверхности террас широко распространены старицы; ныне они находятся на разных стадиях заболачивания. Блуждание реки в прошлом выражено также в характере аллювиальных отложений: часто наблюдается перекрытие суглинистых или торфяных отложений галькой и песком; среди супесчано-суглинистых наносов встречаются погребенные гумусовые прослойки; торфяники бывают засорены песчаными наносами и т. д. Все эти разнообразные сочетания аллювиальных отложений влияют на растительность.

На экологических условиях террас отразилось современное углубление эрозионного вреза реки, связанное с поднятием страны. Особенно это сказалось на примыкающих к руслу участках. Здесь прослеживается полоса, наиболее хорошо дренированная с глубоким оттаиванием мерзлоты, к которой приурочиваются производительные по древостою и богатые по флоре леса.

На удаленных от русла реки участках дренаж заметно ослабевает и мерзлота оттаивает неглубоко. В этих условиях развиваются моховые лиственничные леса с признаками заболоченности. Однако общая тенденция к поднятию страны не способствует прогрессивному заболачиванию лесов и расширению болотных массивов. Заболачиванию подвергаются главным образом старичные озера (и термокарстовые котловины); болота в стадии неглубоких торфяников деградируют. Фактором, неблагоприятным для заболачивания, является также наличие на террасах мелких врезанных водотоков, образовавшихся несомненно в результате восходящего развития рельефа. Они дренируют поверхность террас.

Таким образом, экологические условия на террасах разнообразны, что в значительной степени обусловлено особенностями развития рельефа в прошлом и настоящем. На террасах намечается четкий эколого-фитоценотический ряд растительности.

Лиственничник с елью разнотравно-кустарниковый. Встречается узкими полосами на бровке пойменной террасы, обрывающейся уступом к руслу реки. В высокую воду она заливается, летом уровень воды резко снижается, поэтому бровка хорошо дренируется. Мерзлота не обнаружена. В аллювии преобладает галечник, перекрытый суглинисто-супесчаными наносами мощностью до 0.5—1 м.

Древостой (из лиственницы с примесью ели) сомкнутый (0.7—0.8), высокий (до 20 м), без явных следов угнетения. Характерен пышный ярус кустарников (*Betula fruticosa*, *Potentilla fruticosa*, *Rosa acicularis* Lindl., виды *Salix*).

Влажные почвы и хороший дренаж обусловливают развитие травяного покрова. Наиболее типичны здесь *Pyrola grandiflora* Rad., *Equisetum scirpoides* Michx., *Anemone ochotensis* Fisch., *Saussurea alpina*, *Delphinium cheilanthum* Fisch. Моховой ярус не сплошной; в нем участвуют *Rhytidium rugosum*, *Hylocomium splendens* (Hedw.) Br. et Gmb., *Tomenthypnum nitens* (Hedw.) Loeske, *Aulacomnium acuminatum* (Lindb. et Arn.) Par.

Лиственничник моховой голубично-кустарниковый. Этот тип леса, как и выше рассмотренный, встречается на бровке пойменной террасы, но несколько более повышенной и поэтому в высокую воду не заливаемой. Суглинисто-супесчаные наносы на галечнике достигают мощности более 1 м.

Производительность древостоя этого типа более низкая, а флористический состав травяно-кустарничкового покрова беднее. В древостое преобладает лиственница; сомкнутость крон 0.6—0.8; высота 1-го полога 16—18 м. Кустарниковый ярус сомкнут, он состоит главным образом из *Betula fruticosa* с участием *Potentilla fruticosa*.

В травяно-кустарничковом ярусе большую роль играет голубика (*Vaccinium uliginosum* L.) с участием *Arctous alpina* (L.) Nied. Состав трав в общем небогатый (*Saussurea alpina*, *Asperella sibirica* Trautv., *Pedicularis labradorica* Wirsing, *Trollius sibiricus* N. Schipcz. и др.). В моховом довольно сомкнутом ярусе преобладают *Tomenthypnum nitens*, *Aulacomnium acuminatum*, *Hylocomium splendens*.

Лиственничник моховой брусничный. Брусничные лиственничники встречаются редко, на повышенных участках периферии старичных озер, которые представляют бывшие бровки пойменной террасы отступившей реки. Брусничные лиственничники заметно выделяются среди окружающих, несколько заболоченных лиственничников, так как они приурочены к сравнительно хорошо дренированным повышениям рельефа с суглинисто-песчаными наносами. Мерзлота до глубины 35 см не обнаружена.

В древостое преобладает лиственница: сомкнутость крон 0.5—0.7, высота 1-го полога 15 м. Кустарниковый ярус редкий, главным образом из ерника (*Betula exilis* Sukacz.). В покрове основной фон создает брусника с участием голубики. Единично отмечены травы (*Arctagrostis latifolia*

(R. Br.) Grisb., *Festuca supina*, *Stellaria peduncularis* Bge.). Мхи покрывают до 40—50% площади и по составу видов не отличаются от рассмотренной выше ассоциации. Характерно присутствие лишайников (до 10% покрытия): *Cetraria cucullata* (Bell.) Ach., *Cladonia sylvatica* (L.) Hoffm., *Cl. rangiferina* (L.) Web.

Лиственничник лишайниково-моховой голубично-ерниковый. Один из наиболее широко распространенных типов леса на террасах. Он развивается на участках, удаленных от дренирующего воздействия реки. В верхних отложениях аллювия большую роль играют суглинки, иногда с прослойками торфа и песков. Благодаря недостаточному дренажу мерзлота оттаивает неглубоко (30—40 см) и развиваются почвы торфяно-глеевого типа, а на поверхности выражена микрокочковатость рельефа.

Древостой лиственничный, сомкнутость крон 0.3—0.4, высота 12—13 м. В кустарниковом ярусе господствует ерник (*Betula exilis*) с участием ив. Кустарничковый ярус сомкнут и состоит главным образом из голубики с примесью багульника, вороники, арктоуса.

С кочковатостью микрорельефа связана дифференциация напочвенного покрова. На кочках поселяются лишайники. Между кочками мхи, в общей сложности покрывающие до 70% площади (*Tomenthypnum nitens*, *Hylocomium splendens*, *Ptilidium ciliare* [L.] Hampe).

Лиственничник лишайниково-моховой багульниковый. При дальнейшем ухудшении дренажа или при наличии в подстилающих грунтах мощных прослоек торфа лиственничники приобретают некоторые черты заболоченности. Древостой их заметно угнетен (сомкнутость 0.3—0.4); высота 1-го полога 10—13 м. В покрове господство переходит к багульнику. Багульниковые лиственничники распространены на широких участках пойменных и особенно надпойменных террас. Иногда встречаются на пологих шлейфах.

Кустарниковый ярус редкий: в нем участвуют *Betula exilis*, *Salix rosmarinifolia* L., *S. myrtilloides* L. В кустарничковом ярусе, кроме багульника, характерны *Cassandra calyculata* (L.) D. Don. и редкие экземпляры брусники, арктоуса, вороники. Встречаются единичные мезофитные травы (*Carex rigidioides* Gorodk., *Eriophorum brachyantherum* Trautv., *Arctagrostis latifolia*). Мохово-лишайниковый покров состоит из тех же видов, что и в вышеописанной ассоциации.

Лиственничное редколесье багульниковое сфагново-лишайниковое. Это наиболее заболоченный вариант лиственничника на террасах, переходный к болотам. Он встречается в условиях неглубокого оттаивания мерзлоты (10—20 см), благодаря чему древостой угнетен (высота 7—8 м) и разрежен (сомкнутость 0.1—0.3).

Травяно-кустарничковый ярус в целом мало отличается от вышеописаннного лиственничника; в нем повсеместно господствует багульник. Заболоченность лиственничника подчеркивается внедрением сфагновых мхов (*Sphagnum fuscum* [Schimp.] Klinggr., *Sph. warnstorffii* Russ. и др.). В остальном состав мхов аналогичен предыдущей ассоциации.

Растительность болот. Болотные массивы на террасах связаны со старицами и термокарстовыми котловинами. При их заболачивании развиваются мочажинный и грядово-мочажинный комплексы, характеризующиеся осоковыми и гипново-осоковыми сообществами по мочажинам и мохово-ерниковыми — на грядах.

Более зрелая стадия развития болот представлена торфяниками с мощностью торфа более 1.5—2 м. По определению М. С. Боч, в торфяных отложениях преобладают осоковые и гипново-осоковые торфа, относящиеся к стадии низинных болот. Характерной особенностью торфяников является их деградация, как результат восходящего развития рельефа (а отчасти и следствие сухого континентального климата). Торфяники разбиты сетью эрозионно-морозобойных ложбин, по склонам которых об-

валивается торф. Ложбины обводнены и заняты гипново-осоковыми и кустарниковыми сообществами. На поверхности торфяника, между ложбинами, поселяются кустистые лишайники и кустарнички (преобладает багульник), причем под дерниной лишайников отмечены погребенные мхи. На некоторых торфяниках развиваются термокарстовые котловины, также свидетельствующие об их деградации.

Рассмотренный ряд растительности свойствен террасам многих рек (средней величины) Средней Сибири, врезанных в карбонатные породы. В этом ряду характерна следующая смена сообществ. В прирусловых, хорошо дренированных местообитаниях развивается полоса наиболее производительных лесов. Они отличаются богатым кустарниковым ярусом и развитием в покрове разнотравья. Основную площадь террас занимают моховые и лишайниково-моховые кустарничковые лиственничные леса, приуроченные к относительно слабо дренированным участкам террас с неглубоким оттаиванием мерзлоты. Фитоценотическая роль кустарников и особенно разнотравья здесь резко снижается. В составе кустарников преобладает лишь ерник (*Betula exilis*); в составе кустарничков типичны голубика, багульник, реже брусника, арктоус. Крайним звеном ряда являются заболоченные сфагново-лишайниковые багульниковые угнетенные редколесья в сочетании с болотами. Общая площадь их невелика.

Растительность междуречий

Междуречья представляют полого-холмистые поверхности структурно-денудационного генезиса. Рельеф междуречий постоянно омолаживается в процессе тектонического поднятия страны. Благодаря тому, что эрозия и денудация накладываются на неоднородный литологический субстрат, на междуречьях развивается сложный комплекс экологических условий.

Нестойкие к выветриванию разновидности осадочных пород быстро выполаживаются, поэтому с ними связаны пологие и плоские формы рельефа со сравнительно неглубоко оттаивающей мерзлотой. Растительность здесь представлена мезофитными сообществами с некоторой тенденцией к заболоченности.

Для устойчивых к выветриванию разновидностей осадочных пород, к которым приурочены крутые, хорошо дренированные склоны и очень частые каменистые россыпи, характерны более сухие варианты сообществ.

В условиях частой смены пород различной устойчивости к выветриванию развиваются ступенчатые склоны, на поверхности которых экологические условия наиболее резко дифференцируются, что подчеркивается растительностью (см. рисунок).

На междуречьях выделяется несколько эколого-фитоценотических рядов растительности, которые можно свести в единую схему.

За центральную (исходную) ассоциацию принято мохово-лишайниковое голубичное лиственничное редколесье. Выбор этой ассоциации обусловлен тем, что в районе она является преобладающей и очень широко распространена в северной тайге Средней Сибири на карбонатных породах.

Эколого-фитоценотические ряды растительности на междуречьях следует рассматривать как параллельные ряды. Каждый ряд отражает нарастание соответствующих факторов (например, заболачивания, каменистости и т. д.), связанное главным образом с особенностями формирования рельефа при различных сочетаниях литологических субстратов в условиях тектонических поднятий.

1-й ряд (А—Б) объединяет растительность на пологих формах рельефа, где наблюдается тенденция к заболачиванию. По направлению к крайнему компоненту ряда происходит ухудшение дренажа и уменьшение мощности деятельного горизонта почвы.



Лиственничное редколесье мохово-лишайниковое голубичное. Развивается на пологих склонах (пологие шлейфы, выровненные площадки структурных уступов, верхние части пологих склонов и т. д.) с неглубоко оттаивающей мерзлотой (30—60 см).

В древостое господствует лиственница с единичным участием ели. Сомкнутость 0.3—0.4; высота 13—14 м; кустарниковый ярус из редких ив и ерника (*Betula exilis*). В травяно-кустарничковом ярусе преобладает голубика, к которой примешиваются арктоус, дриада, багульник, брусника. Травы встречаются лишь единичными экземплярами (*Limnas stelleri* Trin., *Arctagrostis latifolia*, *Equisetum scirpoides*). Покрытие мхами составляет до 30—40%. Наиболее распространены следующие виды: *Tomenthypnum nitens*, *Ptilidium ciliare*, *Hylocomium splendens*, *Aulacomnium acuminatum*. В составе лишайников преобладают *Cetraria cucullata*, *Cladonia sylvatica*, *Cl. amaurocraea*, *Cl. alpestris*, *Cl. rangiferina*.

В настоящее время на месте мохово-лишайниковых лиственничных редколесий широко распространены вторичные послепожарные молодняки. Они отличаются от коренных типов более густым древостоем, усилением роли кустарников и трав при резком снижении обилия лишайников.

Лиственничное редколесье мохово-лишайниковое голубично-ерниково-багульниковое. Развивается на плоских водоразделах или сильно пологих склонах (например, террасированные площадки уступов). Благодаря слабому дренажу мерзлота оттаивает неглубоко (20—50 см), почва имеет торфянистый горизонт, отчетливо выражена микрокочковатость поверхности.

Древостой (из лиственницы) заметно угнетен; сомкнутость 0.3; высота 10—13 м. Покров характеризуется господством багульника (с участием голубики) и ерника. Мохово-лишайниковый ярус по структуре и составу видов мало отличается от предыдущей ассоциации.

Растительность болот. Болота связаны исключительно с мелкими термокарстовыми западинами на плоских водоразделах. Они

занимают крайне небольшую площадь и характеризуются преобладанием гипново-осоковых сообществ.

2-й ряд (А—В) объединяет растительность крутых солифлюкционных и каменистых склонов, развитых преимущественно на устойчивых к выветриванию породах. По направлению к крайнему звену ряда улучшается дренаж, усиливаются солифлюкция и каменистость, углубляется оттаивание мерзлоты, а растительность в том же направлении имеет тенденцию к развитию несомкнутых сообществ.

Лиственничное пятнистое алекториево-дриадовое редколесье (редина) с можжевельником. Развивается на оползающих склонах, где почвы не имеют ярко выраженного профиля, содержат большое количество щебенки, а на поверхности широко развиты пятна голого грунта овальной формы, вытянутые по уклону местности.

Возобновление на солифлюкционных склонах крайне затруднено, поэтому древостой редкий (сомкнутость 0.1—0.2). В кустарниковом ярусе обильно развит можжевельник, что связано с повышенной каменистостью почвы.

Напочвенный покров, разорванный пятнами голого грунта, характеризуется преобладанием видов, приспособленных к подвижным грунтам, с большой долей участия арктогольцовых элементов. Широко распространена дриада, осока (*Carex glacialis* Mack.), скерда (*Crepis tenuifolia* Willd.) и т. д. В составе лишайников типичны *Alectoria ochroleuca* (Hofm.) Mass., *Cetraria tilesii* Ach., *C. cucullata* и др. виды. Редкими пятнами встречаются мхи, также представленные видами каменистых местообитаний (*Rhytidium rugosum*, *Thuidium abietinum*).

Елово-лиственничное пятнистое лишайниково-дриадовое редколесье с можжевельником. Ассоциация, очень сходная с вышеописанной. Она встречается на оползающих склонах, но в условиях неглубокого залегания коренных пород, поэтому в древостое усиливается позиция ели. В покрове, кроме указанных выше видов, отмечена *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng. и некоторые виды трав.

Тундроподобные группировки (тундроиды). К тундроидам отнесены все сообщества на сильно каменистых и солифлюкционных грунтах, где древостой исчезает, а в покрове имеют преимущественное распространение арктогольцовые виды, по составу аналогичные покрову редин. Каменистые грунты особенно характерны на устойчивых к выветриванию пачках пород.

3-й ряд (А—Г) объединяет растительность мелких эрозионных ложбинок (или деллей). На деллях почвы достаточно увлажнены в течение всего лета, в связи с чем здесь развиваются редколесья с моховым ярусом из *Tomenthypnum nitens*, *Hylocomium splendens*, *Aulacomnium acuminatum*, *A. palustre* (Hedw.) Schwaegr. Моховые редколесья на деллях различаются по составу кустарничков и кустарников при повсеместном и очень широком распространении голубики и ерника.

4-й ряд (А—Д) объединяет все леса междуречий, занимающие здесь небольшую площадь. Они встречаются на склонах и бровках структурно-денудационных уступов, где создается благоприятный дренаж и достаточное увлажнение почв. Леса являются надежным индикатором отдельных пачек пород. Протягиваясь узкими полосами по линиям уступов, они подчеркивают характер залегания пород и изменение литологического состава их по вертикальному профилю. Леса на уступах неоднородны в зависимости от состава рыхлых отложений и их мощности, степени увлажнения и дренажа.

В обследованном районе леса однообразны. Преобладающим типом является лиственничник ольховниковый бруснично-голубично-багульниковый. Распространен уз-

кими полосами (см. рисунок) на склонах и бровках уступов, выделяясь резко на фоне преобладающих редколесий.

В древостое господствует лиственница; сомкнутость 0.7—0.8; высота 10—13 м. В подлеске обилен *Alnaster fruticosus* Ldb. Кустарничковый



Изображение растительности на аэрофотоснимке.

1 — прирусловые галечники с единичными растениями; *2* — пойменная терраса, покрытая моховыми кустарничковыми лиственничными лесами в сочетании с гипново-осоковыми болотами по староречьям и термокарстовым котловинам (на снимке видно более интенсивное меандрирование реки в прошлом); *3* — мохово-лишайниковые голубичные лиственничные редколесья на пологих склонах; *4* — мохово-лишайниковые багульниковые лиственничные редколесья на плоских водоразделах; *5* — ольховниковые бруснично-голубично-багульниковые лиственничные леса (темные полосы по структурно-денудационным уступам) в сочетании с мохово-лишайниковыми голубичными лиственничными редколесьями на пологих площадках между уступами; *6* — выходы коренных карбонатных пород (светлые полосы), лишенные растительности или покрытые тундроподобными группировками (тундроидами).

ярус сомкнут, в нем доминирует багульник, с участием голубики, реже брусники и арктоуса. Встречаются отдельные экземпляры *Limnas stelleri*, *Equisetum scirpoides* и других видов трав. Мохово-лишайниковый ярус несколько заглушен кустарничками и представлен обычными для района видами.

Эколого-фитоценотические ряды растительности на междуречьях отличаются совокупностью флористических и фитоценотических черт.

Ряд ухудшения дренажа характеризуется внедрением в покров лиственничников багульника, некоторых видов мезофитного разнотравья и признаками заболачивания.

Нарастание солифлюкции и каменистости сопровождается разреживанием покрова и древостоя и повышением фитоценотической роли арктогольцовых видов. На солифлюкционных склонах наблюдается поразительное сочетание: 1) бореальных видов (ярус ели и лиственницы; в покрове — *Arctostaphylos uva-ursi*, *Vaccinium uliginosum*, *Zygadenus sibiricus* и т. д.), 2) арктогольцовых (*Dryas crenulata*, *Carex glacialis*, *Cetraria tilesii*, *C. nivalis*, *Alectoria ochroleuca* и т. д.) и 3) отдельных видов, типичных в Восточной Сибири на степных склонах (*Crepis tenuifolia*, *Phlox sibirica* L., *Thymus serpyllum* и др.).

Ряд нарастания увлажнения и дренажа, объединяющий все леса междуречий, характеризуется господством бореальных видов. Общей фитоценотической особенностью этого ряда является относительно высокая сомкнутость древостоя, значительная роль в покрове кустарников и кустарничков при слабо выраженном ярусе лишайников.

Рассмотренные эколого-фитоценотические ряды растительности характерны и для других районов северной тайги Средней Сибири, развитой на карбонатных породах. В отдельных районах в зависимости от рельефа, связанного с местными геоструктурными особенностями территории, меняется соотношение площадей этих рядов и отчасти флористический состав. Несмотря на это, сохраняется тенденция к общности растительности. Она объясняется однообразным климатом, рельефом, геологией в широком смысле. Наиболее распространенной ассоциацией на карбонатных породах является мохово-лишайниковое голубичное лиственничное редколесье, которую можно считать зональной для условий северной тайги.

Заключение

Территория Сибирской платформы относится к области тектонических движений с преобладанием общих поднятий, начиная с неогена и до наших дней (Карта новейшей тектоники СССР, 1959).

Тектоническое поднятие, отразившееся на многих чертах рельефа и гидросети (Воронов, 1958; Кирюшина, 1959; Коржуев, 1960), проявилось также в ряде особенностей растительного покрова. Последние бросаются в глаза наиболее четко при сопоставлении растительности Сибирской платформы с растительностью районов, испытывающих тектонические опускания (например, с Западно-Сибирской низменностью).

На Сибирской платформе рельеф представляет расчлененное плато, которое постоянно омолаживается в результате эпейрогенеза. Омоложение рельефа обусловливает здесь сравнительно неглубокое залегание коренных пород. Вследствие этого на большей части площади Сибирской платформы горные породы оказываются существенным фактором, влияющим на растительность. В условиях Западно-Сибирской низменности влияние коренных пород на растительность исключается, ибо здесь в результате длительных тектонических опусканий накопилась мощная толща четвертичных наносов.

Расчлененность рельефа и его омоложение в условиях Сибирской платформы не способствуют широкому развитию болот. Они распространены локально, главным образом на плоских формах рельефа, составляющих незначительный процент площади. В процессе восходящего развития рельефа болота лишь перераспределяются по поверхности плоских форм его, но не расширяют своей площади, не достигают стадий верховых болот с глубокими торфяными отложениями и деградируют. Ярким примером может служить обследованный участок верховьев р. Муны, относящийся к обла-

сти наиболее интенсивных тектонических поднятий (Карта новейшей тектоники СССР, 1959). Здесь болота встречаются маленькими массивчиками на водоразделах и по террасам рек. На террасах рек, несмотря на сравнительно слабый дренаж, не наблюдается ни расширения болотных массивов, ни прогрессивного заболачивания моховых лесов. Это связано с тенденцией к поднятию страны. Заболачиванию подвергаются лишь старичные озера.

Незначительное распространение болот в условиях Сибирской платформы можно объяснить также резко континентальным климатом и незначительным количеством атмосферных осадков. Однако при том же типе климата, но в районах с ослабленной активностью тектонических поднятий или с преобладанием опусканий заболоченность резко возрастает. К таким районам относится, например, Центрально-Вилюйская низменность, район верховьев рр. Арга-Сала, Оленек и Мойеро, где в результате малой активности восходящих движений четвертичный покров достигает значительной мощности, а рельеф характеризуется относительной выровненностью.

Сильная заболоченность Западно-Сибирской низменности объясняется выровненным рельефом и наличием мощных четвертичных отложений — условиями, возникшими в процессе длительных опусканий этой территории.

Характерной особенностью растительности в условиях Сибирской платформы, связанной с тектоническим поднятием, является также то, что растительные сообщества здесь не проходят длительного саморазвития. В результате омоложения рельефа со всеми его мезо- и микроформами, связанными с геологическим строением и спецификой выветривания, растительность здесь как бы постоянно «возобновляется» во всем многообразии сочетаний и эколого-фитоценотических рядов. Наиболее ярким показателем этого явления может служить растительность на каменистых субстратах. Каменистые субстраты приурочены к наиболее устойчивым к выветриванию разновидностям горных пород. В процессе восходящего развития рельефа каменистые субстраты лишь перераспределяются по поверхности междуречий, но не подвергаются прогрессивному зарастанию (залесению). В связи с этим каменистые субстраты являются характерным компонентом ландшафта тайги, начиная с периода формирования расчлененного плато. На территории севера Сибирской платформы, на карбонатных каменистых субстратах, вкрапленных в фон господствующих северотаежных редкостойных лиственничников, очень типичен комплекс арктогольцовых видов, названных В. Б. Сочавой (1957) тундроподобными группировками. Для их состава характерны *Dryas crenulata*, многие виды мелких осочек (например, *Carex glacialis* и др.), мхов и лишайников (*Alectoria ochroleuca*, *Cetraria nivalis*, *C. cucullata* и т. д.). В результате длительных эпейрогенетических поднятий и обновления каменистых субстратов комплекс арктогольцовых видов в районах северной тайги оказался устойчивым и очень широко распространенным. Он присутствует не только на каменистых карбонатных субстратах, где играет основную фитоценотическую роль, но проникает также и под полог некоторых ассоциаций лиственничной тайги. На участках менее активных тектонических движений, где мощность четвертичных отложений возрастает, роль арктогольцового элемента значительно ослабевает.

Влияние на растительность неодинаковой активности тектонических движений можно видеть на примере Анабарского кристаллического массива и примыкающих территорий. В центральной, наиболее повышенной части массива, широко распространены каменистые россыпи в сочетании с различными типами тундр и лиственничных редколесий (по периферической, несколько сниженной кайме массива). На осадочных породах, окаймляющих Анабарский кристаллический массив, растительность резко меняется. Так, к отложениям синийского комплекса приурочены мохово-

лишайниковые и моховые кустарничковые лиственничники с ерником (местами с ольховником). В их комплексе довольно характерны мелкие болотца. Развитие моховых лесов объясняется выположенным рельефом, ибо в составе синийских отложений значительную роль играют легко выветривающиеся горные породы. Однако специфика рельефа и растительности здесь связана не только с особенностями пород. Центральная часть Анабарского массива представляет область интенсивных тектонических поднятий; в периферической полосе массива поднятия ослаблены (Кирюшина, 1959). Это наряду с особенностями горных пород благоприятствует развитию более выположенного рельефа. Наибольшие площади моховые леса и болота занимают в Аганылийской впадине, так как здесь отмечена самая низкая амплитуда поднятий.

Обследованный участок верховьев р. Муны относится к области, где тектонические поднятия за последнее время активизировались. Активизация выразилась во многих чертах мезо- и микрорельефа и прежде всего в углублении русла реки, что проявилось и в процессе зарастания галечников. Прирусловые галечники, наиболее интенсивно заливаемые, покрыты единичными растениями. Галечники низкой поймы среднего уровня, интенсивно заливаемые, заняты разнотравно-кустарниковыми сообществами. Галечники низкой поймы высокого уровня, вышедшие из зоны интенсивного заливания, поросли лиственничным лесом с хорошо выраженным ярусом кустарников. Эта узкая полоса молодых лиственничных лесов, развитых на молодых галечниках, наиболее приподнятых над урезом воды и прикрытых лишь неглубоким плащом мелкозема, свидетельствует о недавнем врезе р. Муны.

Показателем активности тектонических движений за последнее время являются и другие факты. На пологих склонах, покрытых мохово-лишайниковыми лиственничными редколесьями, наблюдалось прогрессивное внедрение лишайников, под дерниной которых погребены зеленые мхи. По всей вероятности, это говорит о том, что в результате вреза р. Муны на междуречьях несколько улучшился дренаж местности и, вероятно, местами несколько понизился уровень мерзлоты. Это оказалось более благоприятным для развития кустистых лишайников.

В районе ручья Уулаах-Муна — притока Муны — в нижней части склонов найдена полоса погибших кустарников. Она прослеживается вдоль старицы на террасе р. Муны. Можно предполагать, что в процессе формирования террасы, обусловленного врезом реки, на ее поверхности, в том числе и на участке старого русла, изменились гидрологические условия, что привело к гибели кустарников.

Новейшую тектонику следует рассматривать как фактор, влияние которого на растительность сказывается косвенно, через особенности рельефообразования, специфичные для районов поднятий и опусканий. Тщательный анализ растительного покрова может способствовать также выявлению районов с неодинаковой активностью тектонических движений, которая улавливается в местных деталях растительности.

ЛИТЕРАТУРА

Букс И. И. (1961). Возможности использования особенностей растительного покрова при геологическом картировании в условиях Якутского Заполярья. Вестн. Моск. унив., сер. V, География, 6. — Воронов П. С. (1958). О связи некоторых закономерностей рельефа Севера Средней Сибири с процессами неотектоники. Тр. Н.-и. инст. геолог. Арктики, 67, 7. — Воскресенский С. С. (1962). Геоморфология Сибири. — Геоморфологическая карта СССР, м. 1 : 5 000 000. (1960). Главн. ред. И. И. Краснов. — Ермолов В. В. (1958). Вопросы составления геоморфологических карт при среднемасштабной комплексной геологической съемке северных районов. Тр. Н.-и. инст. геолог. Арктики, 83. — Загребина Н. Л. (1960). О связи растительности с геоморфологическим и геологическим строением в бассейне среднего течения р. Далдын. Тр. Лабор. аэрометодов АН СССР, IX. — Зорин Л. В. (1957). Признаки врезания некоторых рек Восточ-

ной Сибири и Средней Азии. Вестн. Моск. унив., 2. — Иванова В. И. (1961). Краткий очерк растительности среднего течения реки Оленек. Матер. по растит. Якутии. — Карта новейшей тектоники СССР, м. 1 : 5 000 000. (1959). Под ред. Н. И. Николаева и С. С. Шульца. — Карта четвертичных отложений СССР, м. 1 : 5 000 000. (1959). Главн. ред. Г. С. Ганешин. — Кирюшина М. Г. (1959). О проявлении новейшей тектоники в пределах Анабарского кристаллического щита и прилегающих территорий. Тр. Н.-и. инст. геолог. Арктики, 96, 8. — Коржуев С. С. (1960). Морфоструктурные особенности рельефа Сибирской платформы и неотектоника. Изв. АН СССР, сер. географ., 4. — Лукичева А. Н. (1960). Растительный покров как индикатор кимберлитовых трубок. Геолог. и геофиз., 11. — Мещеряков Ю. А. (1961). Задачи и методы геолого-геоморфологических исследований при изучении современных тектонических движений. В кн.: Современ. тектонич. движ. земн. коры и методы их изучения. — Пуминов А. П. (1959). Бассейн реки Оленек, Анабаро-Ленское междуречье и северная часть бассейна реки Вилюя. В кн.: Четвертичн. отлож. советск. Арктики. Тр. Н.-и. инст. геолог. Арктики, 91. — Растительность бассейна реки Вилюя. (1962). Тр. Инст. биолог. Якутск. ФАН СССР, VIII. — Сочава В. Б. (1957). Растительность на северо-востоке среднесибирского плоскогорья. Бот. журн., 9.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

VEGETATION OF THE UPPER COURSE OF THE MUNA RIVER (N.-W. YAKUTIA) AND THE INFLUENCE EXERTED UPON IT BY THE RECENT TECTONICS

By A. N. Lukicheva

SUMMARY

The article comprises a description of the vegetation in the upper course of the river Muna flowing in the Northern-Taiga Zone of the Middle Siberia only scarcely studied with respect to its botanical features. In accordance with the diversity of the environmental factors ecologo-phytocoenotic series of vegetation have been established. Attention is paid to such factor as the tectonic elevation of the land affecting the vegetation indirectly, through the character of relief formation.

В. Н. Васильев

ПОПУЛЯЦИИ И ИХ РОЛЬ В ЖИЗНИ ВИДА [1]

(Получено 26 II 1962)

Каждый вид [2] имеет свои особенности расселения по территории, так как он связан с определенными экологическими и фитоценотическими условиями. Вследствие этого он разбит на отдельные, пространственно разобщенные группы, внутри которых более или менее обеспечено перекрестное опыление, ведущее к перемешиванию и выравниванию признаков. Такого рода группы особей, отделенные от других групп небольшими, или же более или менее обширными, по той или другой причине трудно преодолимыми, или даже непреодолимыми для них пространствами, называются популяциями. Популяция характеризуется определенным составом, и особи в ней связаны между собой закономерными отношениями. Таким образом, каждая популяция представляет собою маленькое единство и в то же время является структурной частицей вида (Синская, 1958а).

Следовательно, вид состоит из групп индивидов, скрещивающихся или потенциально способных скрещиваться между собою, но из которых каждая в своем размножении более или менее изолирована от других. В несколько иной и менее ясной форме эта мысль была высказана Э. Майром (1947). Термин «популяция» впервые был предложен датским биологом Иогансеном (Iohansen, 1903) для обозначения естественной смеси особей одного вида, неоднородной в генетическом отношении, т. е. представляющей совокупность разных генотипов. В популяцию входят особи, различные по размерам, окраске и другим особенностям, но всегда не сильно различающиеся; эти индивидуальные отклонения — формы одного и того же вида. Иогансен популяциям противопоставлял генетически однородные группы, так называемые чистые линии, т. е. потомства отдельных особей апомиктов, самоопыляющихся или размножающихся вегетативно и сохраняющих свои особенности из поколения в поколение. Мы же и такого рода группы считаем также популяциями.

Позже А. П. Семенов-Тян-Шанский (1910) для соответствующих популяциям единиц предложил термин племя (natio), но он не получил широкого признания в научной литературе.

Недавно Н. В. Тимофеев-Ресовский (1958 : 320) дал следующее определение популяции, по существу не отличающееся от предыдущих: «Популяция является низшей и элементарной формой группового существования особей каждого вида».

---

[1] Статья печатается в порядке обсуждения. *Редакция.*

[2] В данной статье мы употребляем термин «вид» большей частью не в смысле таксона (species), аналогичного в этом отношении другим таксонам (род — Genus, семейство — Familia и т. п.), а подразумеваем под ним расу. Хотя последняя и по распространению и по объему равна «виду», но в противоположность ему является не отвлеченным понятием (таксоном), а вполне реальным явлением, обозначающим совокупность составляющего ее населения. Следовательно, популяции, экотипы, экоэлементы и прочие единицы представляют не внутривидовые, а внутрирасовые отдельности. «Виду» же соответствуют такие понятия как разновидность (varietas) и формы (morpha). Мы не признаем подвид (subspecies) как внутривидовую категорию. С нашей точки зрения, каждый подвид, поскольку он имеет обособленный (географически, экологически или топографически) ареал и обладает характерными морфологическими, биологическими и другими признаками, отличающими его от близких форм, является самостоятельным видом.

Имеется ряд других, часто очень метких и по существу правильных, но односторонних определений, отмечающих лишь ту или другую характерную черту популяции.

«Популяция — единица для скрещивания» (Майр, 1947). Это определение страдает тем недостатком, что принятие его влечет за собой необходимость отказа от признания популяциями так называемых чистых линий (клонов) и соответствующих групп апомиктических видов. Вот что по этому поводу пишет Е. Н. Синская (1958б : 52—53): «По характеру состава экотипических [1] популяций нет резкой разницы между самоопыляющимися и перекрестноопыляющимися растениями. Для тех и других характерны популяции со сложным составом, который у самоопылителей формируется при периодическом переопылении, что оказывает влияние на ход филогенеза».

«Популяция — конкретная форма существования вида» (Гиляров, 1959 : 268). «Популяция является естественной единицей экологической структуры вида и биоценоза». Против первого определения М. С. Гилярова трудно что-либо возразить, кроме того, что вид обычно состоит не из одной, а нескольких или даже многих популяций, что же касается второго, то едва ли с ним можно согласиться: биоценоз — сложное естественноисторическое явление, в состав которого входят и элементы флоры и фауны. Представители какого-либо вида (животных или растений) могут в ряде случаев составлять в нем ничтожно малую величину. Вследствие этого исчезновение их из биоценоза не окажет на него существенного влияния. Поэтому правильнее говорить о том, что популяция составляет часть биоценоза, а часть может быть всякая, и большая, и малая. Гиляров (1959 : 268) дает еще одно определение: «Популяция — промежуточное звено между особью и видом».

Следовательно, под популяцией понимается группа индивидов, внутри которой в той или иной мере осуществляется перекрестное опыление (панмиксия), а также чистая линия (у апомиктов). Эта группа имеет определенный ареал и отделена от соседних, таких же популяций, хотя бы слабо выраженными изоляционными барьерами (для перекрестноопыляющихся).

Каждый вид, как отмечалось выше, имеет особую специфическую для него форму расселения. Виды, размножающиеся исключительно вегетативным способом, или виды апомиктические, живут небольшими колониями, клонами. Виды, приспособленные к произрастанию в водоемах, на болотах, дюнных песках, меловых обнажениях, на скалах, песчаных или песчано-галечных отложениях речных пойм или морских побережий, одним словом — виды стенотопные, также представлены небольшими популяциями, обычно отделенными одна от другой значительными расстояниями; поэтому каждая популяция таких видов живет обособленной жизнью, не связанной или почти не связанной с другими популяциями того же вида. В связи с этим в большинстве случаев едва ли может между ними осуществляться связь в виде перекрестного опыления или переноса диаспор из одной популяции в другую. Виды, приуроченные к плоским или слегка всхолмленным водоразделам, представлены популяциями, занимающими обширные территории. Между этими популяциями легче может устанавливаться связь в форме переноса пыльцы ветром или насекомыми или диаспор при действии различных агентов. Но все же и эти популяции часто отделены одна от другой непреодолимыми для их диаспор и пыльцы препятствиями (долины крупных рек, горные хребты, не свойственные им фитоценозы и др.).

В каждой популяции, особенно у разных видов, распределение особей бывает различно. Особи одного вида в пределах популяции могут быть рассеяны поодиночке более или менее равномерно, у другого вида — рас-

[1] «Экотип — это совокупность многих конкретных популяций, приспособленных к определенному типу местообитаний» (Синская, 1958б : 52).

пределяются компактно, небольшими группами, у третьего — более крупными группами, образуя сгустки особей. Даже особи одного и того же вида в различных фитоценотических и географических условиях распределены различно.

При любом типе распределения индивидов обилие особей в популяциях бывает различно, причем оно изменяется также от биоценоза к биоценозу и, помимо всего прочего, зависит от погодных условий вегетационного периода. Например, известны значительные колебания численности особей различных видов травянистых растений речных пойм в зависимости от силы и продолжительности весеннего половодья; в связи с погодными и биоценотическими условиями колеблется численность особей видов луговых растений на склонах и плоских водоразделах; от этих же условий прямо или косвенно зависит колебание численности различных насекомых и мелких грызунов, обилие плодоношения тех или иных видов растений (семенные и несеменные годы). Эти явления (колебания численности особей того или иного вида) многие генетики, например Тимофеев-Ресовский, 1958) называют «популяционными волнами» или «волнами жизни». Тимофеев-Ресовский (1958) считает их даже одним из факторов эволюции, с чем никак нельзя согласиться, так как «волна жизни» является только следствием периодических изменений природной среды. Если эти колебания не ставить в связь с погодными и экономическими условиями соответствующих лет, то выражения «волны жизни» и «популяционные волны» приобретают какой-то таинственный, мистический характер.

Каждая популяция морфологией своих индивидов, биологическими свойствами, экологией, иногда лишь трудно уловимыми чертами отличается от соседних популяций. Но черты различия нарастают по мере увеличения расстояния между ними. Поэтому сплошь и рядом популяции, расположенные на противоположных концах ареала вида, настолько отличаются одна от другой, что, не имея материала из промежуточных территорий, их можно было бы отнести к различным видам. Единственной реальной причиной подобного расхождения признаков, при наличии единой исходной наследственной основы, являются различия природных условий, нарастающие к противоположным границам ареала.

Единство вида, т. е. единство его морфологической структуры, его анатомического строения, его биологии и т. п., поддерживается относительно сходными условиями природной среды. Когда последняя дифференцируется, вид, посредством изменения популяций, распадается на расы, или, что то же самое, на более мелкие по площади занимаемых ареалов виды. В тех же областях, где изменения природной среды нарастают (в пространстве) постепенно, там формируются различные переходные формы, которые некоторыми ботаниками рассматриваются в качестве гибридогенных.

Если каждая популяция живет самостоятельной жизнью, будучи отделена от остальных особей вида, то естественно, что о «племенной жизни» всего, даже малого вида, можно говорить лишь постольку, поскольку он весь обитает примерно в одинаковых условиях среды и поскольку между близко расположенными популяциями изредка все же возможна связь благодаря залету или переносу (птицами, млекопитающими, водой, ветром, человеком) семян и пыльцы. Поэтому понятно, что при дифференциации природной среды в пределах ареала вида расчленение его на молодые виды не представит серьезных препятствий. Но образование переходных (промежуточных) популяций большею частью неизбежно, как неизбежны в огромнейшем большинстве случаев переходы от одного типа природной среды к другому.

Целостность и устойчивость вида покоятся на устойчивости его наследственной основы. Но каждый вид находится в условиях вечно изменчивой, непостоянной внешней среды, к которой он, чтобы не погибнуть, должен непрерывно приспособляться. Как же это происходит? Если бы все особи

каждой популяции обладали одинаковыми свойствами, то не могло бы быть и речи об их приспособлении: или все они по своим свойствам и требованиям соответствовали бы сложившимся в данный промежуток времени условиям среды и тогда популяция благоденствовала бы, или же все они оказались бы в противоречии с ней и вся популяция находилась бы в угнетенном состоянии или даже вымерла. В этих условиях не мог бы проявиться естественный отбор, блестяще обоснованный Ч. Дарвином, так как нечего было бы отбирать. На самом же деле, несмотря на стойкость наследственных свойств, между индивидами каждой популяции наблюдаются бóльшие или меньшие различия, обусловленные как влиянием внешней среды, так и различиями в строении наследственного аппарата.

Первый фактор, т. е. влияние внешней среды, сказывается различно на разных индивидах. Когда мы говорим, что особи какой-либо популяции находятся в одинаковых природных условиях, мы невольно прибегаем к некоторому обобщению, подразумевая в данном случае то общее в окружающей среде (климат, топографические и фитоценотические условия), что одинаково сказывается на всех особях. Но, помимо этого, имеются тысячи всевозможных деталей природной обстановки (микроклимат, микрорельеф, условия освещения, гидрология и т. п.), которые влияют в каждом отдельном случае на исход борьбы за существование и, следовательно, на естественный отбор. Одинаковые по своим наследственным свойствам диаспоры, оказавшиеся в несходных условиях, будут развиваться различно. Особи, которым они дадут начало, будут поэтому различны (некоторые, может быть, даже не доживут до половозрелого возраста), дадут потомство в различной степени способное к борьбе за существование. «Естественный отбор закрепляет только те генотипы, которые дают приспособленный, соответствующий данной среде обитания фенотип» (Дубинин, 1931 : 477). «Достаточно прекратиться отбору — и с ним прекратится эволюционная смена форм. Застынет вид, ибо закономерности популяции обусловят равновесие, постоянство и неизменность» (Дубинин, 1931 : 465).

Популяции изменяются не только в отношении их размеров (число особей, занимаемая площадь), но и качественно, в связи с изменением биоценоза и всей природной среды. Они сохраняются, «пока условия существования соответствуют экологическому стандарту хотя бы части особей популяции. Таким образом, в течение сукцессии, при которой меняются условия существования вида, происходит обусловленный общим направлением сукцессионных изменений отбор в гетерогенной популяции» (Гиляров, 1959 : 27).

Далее Гиляров приводит ряд примеров изменения популяций, происшедших в результате изменения окружающей среды. Так, например, вследствие медленного опреснения Ладожского озера выработалась приспособленная к жизни в пресной воде форма морского таракана (Idothea entomon). При высыхании моря на территории Кара-Кумов образовались новые, приспособленные к жизни в почвенно-грунтовых водах виды фораминифер, принадлежащие к родам, распространенным в морях. Такого же порядка описанная В. Хармсом (Harms) адаптация трубочного червя Tubifex к жизни в почве, образовавшейся на месте водоема Федерзее (побережье Балтики) после его осушения. Хармс описывает изменение эпителия этих червей в новых условиях обитания. Известно много случаев адаптации представителей пресноводной фауны к жизни в почвах, образовавшихся в результате высыхания водоемов.

«Каждая популяция (за исключением специальных случаев, когда она образована одним клоном или одной чистой линией) по генетическому составу весьма гетерогенна, состоя из смеси различных генотипов; при этом разные популяции в пределах всего вида в той или иной мере статистически отличаются друг от друга по своему генотипическому составу» (Тимофеев-Ресовский, 1958 : 320).

С этим высказыванием Тимофеева-Ресовского можно согласиться, но с одной существенной оговоркой. Различия между популяциями одного и того же вида в конечном счете зависят от различия среды обитания. Генотипические различия между ними адэкватны различиям условий обитания, а не являются чем-то автономным.

Наличие генотипических различий приводит к большой пестроте и разнообразию индивидов в пределах популяций и является залогом прогрессивной эволюции вида, так как благодаря этому в результате естественного отбора переживают наиболее приспособленные организмы, а борьба за существование между последними отбирает наиболее сильных. В результате взаимодействия наследственных свойств, индивидуальных особенностей и окружающей среды поддерживается то единство организма и среды и способность его адаптации к среде, что является основой не только сохранения вида, но и его эволюции.

Жизнь вида складывается из жизней составляющих его популяций. Если последние в различных частях ареала вида эволюционируют в различных направлениях, то в конце концов неизбежно произойдет расчленение вида на две или большее число разновидностей, а потом и видов.

Некоторые биологи считают, что расчленение вида (расы) происходит только дихотомически, с нашей же точки зрения «дихотомия» (бифуркация) — частный случай. Правильнее было бы говорить о «политомии», ибо вид расщепляется не обязательно на две части, и возможно, что разделение его на несколько частей даже более вероятно и типично.

Иногда термин «популяция» понимается весьма расширительно в объеме вида или даже нескольких видов. Такое понимание часто встречается у зоологов.

Подобная расширительная интерпретация ничего не дает для понимания процесса видообразования. Жизнь каждой популяции зависит не только от состояния окружающей среды вообще, но и от изменений этой среды в зависимости от погодных условий данного промежутка времени. Известно, что эти условия испытывают значительные колебания из года в год и что в этом отношении один год не похож на другой. Один год более, другой менее теплый, один более, другой менее дождливый и т. д. При наличии некоторых средних климатических условий, действующих на протяжении длительного периода времени, погодные колебания оказывают ощутимое влияние на растительный покров и, в частности, на популяции любого вида на протяжении коротких промежутков времени. В неблагоприятные годы численность и плотность населения популяции уменьшаются. Если имеем дело с популяцией вида, требовательного к теплу, то в холодные годы население ее уменьшается, в то время как население холодостойких видов увеличивается, занимая площади, освобожденные термофильными видами. В дождливые годы при увеличении влажности почвы уменьшается численность населения видов, не терпящих сильного увлажнения, а освобожденные ими площади занимаются гидрофилами. Колебания любого фактора среды оказывают благоприятное влияние на численность и благосостояние популяций одних видов и неблагоприятное — на популяции других.

Но этим не ограничивается влияние колебаний погодных условий на жизнь популяций. Как уже отмечалось выше, состав каждой популяции весьма разнообразен и в основе зависит от комбинации наследственных признаков. Воздействие внешних условий на разнокачественный состав популяции играет роль отбирающего и стабилизирующего фактора. В этом проявляется действие естественного отбора, приводящего к адаптации вида путем выживания наиболее приспособленных.

Естественный отбор стремится привести популяцию к оптимуму, но в изменяющейся природной среде оптимум существования для индивидов данной популяции постоянно передвигается в каком-либо направлении. От способности индивидов быстро приспособляться к этим изменениям

зависит благополучие популяции. Всякое существенное отставание может привести к тому, что популяция останется позади движущегося поля отбора, что может привести ее к вымиранию, либо она получит иное эволюционное направление. «Отбор не просто уничтожает или сохраняет определенные фиксированные типы организмов, поставляемые ему в результате слепого действия законов наследственности, но также определяет, какие из миллионов возможных типов организмов действительно возникнут, и потому он представляет собой истинно творческий фактор эволюции» (Симпсон, 1948 : 132). В популяциях возникают разные мутации, но естественный отбор оставляет только полезные или хотя бы безразличные для популяции в существующих условиях среды. Очень важно рассматривать процесс эволюции с точки зрения взаимоотношений организма и среды. «В этой системе адаптация представляет собой основное явление» (Симпсон, 1948 : 272).

Синская (1939 : 457) пишет: «Основной процесс образования новых экотипов совершается путем последовательного изменения состава популяции в направлении изменения условий существования». При этом. . . «в простейшем случае одни экоэлементы элиминируются, а другие увеличивают относительную численность своего „населения“, и в результате остается один экоэлемент, который становится экотипом» (там же : 460). Кроме климатических условий, при отборе экоэлементов большую роль играют условия местообитания (экспозиция склона, различная высота над уровнем моря и т. д.).

Длительное и одностороннее воздействие среды при устойчивых погодных условиях может привести к существенным изменениям качественного состава популяций и приобрести ведущую роль в эволюции вида. Наоборот, частые колебания условий среды около какой-то средней величины то в ту, то в другую сторону ведут к устойчивости, стабильности состава популяций (при кратковременных их изменениях) и сохранению видовых особенностей на протяжении всего периода их воздействия; иначе говоря, при наличии периодических изменений внешних условий вырабатывается соответствующая амплитуда приспособительных возможностей.

Тимофеев-Ресовский (1958 : 321) пишет, что элементарными единицами наследственной изменчивости являются мутации. Но в то же время он утверждает, что мутационный процесс может протекать у всех животных организмов и спонтанно, т. е. без каких-либо специальных воздействий извне.

По вопросу об отношениях между популяцией и окружающей средой, а также между мутациями и средой накоплен большой материал.

Так, например, Е. Н. Синская (1958) и Синская и В. А. Борковская (1960) на основании многочисленных опытов с различными сортами подсолнечника показали, что сортовые популяции при переносе в другие географические условия начинают распадаться на ряд наследственных форм. Иначе говоря, в иной обстановке появляются новые мутации, которые не проявились бы в прежних условиях.

Мутации, происходящие в естественной среде, обязаны своим появлением многосторонним воздействиям, в том числе химическим и физическим. К этому выводу под давлением фактов в той или иной степени подходят и многие генетики. Так, например, Тимофеев-Ресовский пишет, что «в некоторых случаях (хотя огромный материал природной изменчивости организмов еще недостаточно изучен) удается обнаруживать в природных условиях распространение определенных мутаций в высоких концентрациях в одной или нескольких смежных популяциях. Эти случаи показывают, что и отдельные мутации могут служить основой формирования подвидовых различий в природе». Если «в одной или нескольких смежных популяциях» могут в высоких концентрациях распространиться определенные мутации, это уже не может рассматриваться как случайное явление, не зависимое от природных условий. Здесь уже определенно можно утвер-

ждать о наличии закономерной связи между мутациями и природными условиями. Следовательно, тезис о независимости мутаций от природных условий, высказанный Тимофеевым-Ресовским на стр. 321, был им же самим опровергнут на стр. 322 и 323.

Ч. Дарвин еще в 1859 г. показал (Дарвин, 1939), что неопределенная наследственная изменчивость сама по себе обычно нецелесообразна. Эти изменения могут быть вредны, безразличны и редко полезны. Лишь малая часть индивидуальных уклонений, случайно оказавшихся полезными, приобретает значение для эволюции, будучи подхвачена естественным отбором, действующим с железной необходимостью.

В самом деле, если бы мутационный процесс, лежащий в основе эволюции органического мира (если его понимать в дарвиновском смысле, как ненаправленное изменение), был бы не зависим от физико-географических условий, то нельзя было бы объяснить многочисленные факты. Например, большое количество подушковидных форм растений в Арктике и высокогорьях, карликовость вечнозеленых растений в средних и высоких широтах, превращение вечнозеленых видов в листопадные при продвижении (в северном полушарии) к северу, узколистность вечнозеленых деревьев и кустарников в ксерических областях и широколистность в областях с влажным климатом, сезонная листопадность древесных пород в тропических областях, совпадающая с сезонной засушливостью.

В результате мутационного процесса образуются различные комбинации наследственных признаков у различных индивидов, входящих в состав популяции. Естественный отбор и борьба за существование из этих комбинаций оставляют наиболее (в данных условиях) жизнеспособных. В этом проявляется адаптационная способность вида.

Но здесь возникает еще один важный вопрос — о численности мутаций в пределах какой-либо популяции, группы популяций или даже всего вида. Могут ли в условиях относительно стабильной природной среды неизменно появляться мутации в неопределенно большом количестве? С нашей точки зрения, различные комбинации наследственных свойств образуются в результате взаимодействия наследственного аппарата и среды. Перекрестное опыление в эту картину не может внести ничего нового, так как все индивиды одной популяции (а перекрестное опыление осуществляется в основном только в пределах популяции) находятся примерно в одинаковых природных условиях, толкающих мутационный процесс в определенном направлении. При постепенной адаптации популяций к условиям относительно стабильной окружающей среды количество мутаций из поколения в поколение должно уменьшаться вследствие постепенной элиминации индивидов с мутациями, не отвечающими условиям существования, и в конечном счете число их должно свестись к ничтожному минимуму. Вредных мутаций будет все меньше, останутся лишь полезные и безразличные. «Естественный отбор беспощадно отметает все отрицательные вредные изменения. . .» (Дубинин и Ромашев, 1932 : 93). Подобные условия приводят к большой устойчивости популяций и целых видов, но в то же время лишают их устойчивости в случаях резкого изменения этих условий. Но достаточно произойти хотя бы незначительному изменению условий их существования, как количество мутаций вновь увеличивается. Такова реакция вида (популяции, экотипов и т. п.) на воздействие со стороны среды. Через панмиксию происходит постепенное изменение вида.

Жизнь вида и его эволюция проявляются в процессах, совершающихся в популяциях. Тимофеев-Ресовский (1958) приводит четыре элементарных эволюционных фактора: 1) мутационный процесс, 2) популяционные волны, 3) изоляция и 4) естественный отбор.

Мутационный процесс и популяционные волны, как отмечалось выше, находятся в теснейшей зависимости от природных факторов и являются результатом взаимодействия наследственных свойств организмов (в том числе их адаптационных свойств) с окружающими условиями. От этого

взаимодействия зависит число мутаций и численность особей в популяциях.

Кроме Тимофеева-Ресовского, видообразовательную роль изоляции признают Н. П. Дубинин (Дубинин и Ромашев, 1932) и многие другие, родоначальником этого взгляда был, как известно, В. Мориц, с легкой руки которого теория видообразования на основе изоляции и миграции получила широкое признание. «Критический момент в дифференциации популяции представляет собой момент появления разрыва между частями ранее непрерывной популяции» (Симпсон, 1948 : 194). Но в другом месте Симпсон пишет, что для дифференциации разрыв не обязателен.

Изоляцию во всех ее видах (географическая и биологическая) мы не можем признать фактором эволюции. Она способна только подчеркнуть, резче выявить различия, которые возникли бы и без нее. Известны многочисленные случаи дизъюнктивных ареалов видов при полном отсутствии каких бы то ни было существенных различий по ту и по другую стороны дизъюнкции. И, наоборот, не менее известны случаи отсутствия разрыва ареала между близкородственными видами, однако между ними, особенно в отдельных частях ареала, могут быть настолько существенные различия, что никому не приходит в голову усомниться в их видовой самостоятельности. Следовательно, причина обособления и формирования видов покоится не на изоляции, а на различиях физико-географических и биоценотических условий в разных частях ареала материнского вида. Еще раз повторяем, что географическая изоляция может только резче подчеркнуть различия, образовавшиеся в пределах ареала вида без ее участия.

Тимофеев-Ресовский (1958), считает, что основным признаком вида является его практически полная биологическая изоляция (нескрещиваемость) в природных условиях от всех других таких же (близких? — *В. В.*) видов. В этом, по его мнению, и заключается первенствующее значение видообразования среди этапов эволюционной дифференцировки.

Однако на самом деле нет никакого основания для утверждения о наличии биологической изоляции как некоего непреложного закона не только между близкородственными, но даже между весьма отдаленными видами, иногда и родами. Если в большинстве случаев в природной обстановке между близкими видами отсутствует возможность гибридизации вследствие несовпадения их географических ареалов, то в искусственных условиях этот процесс протекает по большей части весьма успешно. В природных же условиях можно наблюдать гибридизацию чаще всего между более или менее отдаленными видами одного и того же рода, а иногда и между видами различных родов, так как их географические ареалы нередко полностью или частично совпадают. Примерами могут служить многочисленные гибриды видов рода *Salix* L. и *Betula* L. и межродовые гибриды (например, *Sorbocotoneaster* Pojark.).

Биологическая изоляция между близко родственными видами, по-видимому, чрезвычайно редкое явление, и если в природных условиях редко наблюдаются гибриды между ними, то это происходит исключительно вследствие полного несовпадения их ареалов, что создает физическую невозможность скрещивания между ними.

Наличие переходных (негибридных) форм между близкородственными видами не может служить аргументом против самостоятельности этих видов в такой же степени, как наличие переходной (в климатическом отношении) полосы, например между Западной и Восточной Сибирью, не может быть основанием для отрицания их как самостоятельных физико-географических областей.

ЛИТЕРАТУРА

Васильев В. Н. (1957). Дизъюнктивные и сплошные ареалы. Бот. журн., 5. — Гиляров М. С. (1959). Проблемы современной экологии и теория естественного отбора. Усп. совр. биолог., XVIII. 3 (6). — Дарвин Ч. (1939). Проис-

хождение видов путем естественного отбора. — Дубинин Н. П. (1931). Генетико-автоматические процессы и их значение для механизма органической эволюции. Эксперим. биолог., VII, 5—6. — Дубинин Н. П. (1940). Дарвинизм и генетика популяций. Усп. соврем. биолог., XIII, 2. — Дубинин Н. П. и Д. Д. Ромашов. (1932). Генетическое строение вида и его эволюция. Биолог. журн., I, 5—6. — Майр Э. (1947). Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. — Розанова М. А. (1947). Вид как экологическая проблема. Усп. соврем. биолог., XXIII, 1. — Семенов-Тян-Шанский А. П. (1910). Таксономические границы вида и его подразделений. Зап. Акад. наук, XXV, 1. — Симпсон Дж. Г. (1948). Темпы и формы эволюции. — Синская Е. Н. (1939). Проблема популяций у высших растений. Усп. соврем. биолог., X, 3. — Синская Е. Н. (1958а). Проблема популяций у высших растений. Вестн. Ленингр. унив., 9, Сер. Биология, 2. — Синская Е. Н. (1958б). Учение о популяциях и его значение в растениеводстве. Вестн. с.-х. науки, 1. — Синская Е. Н. и В. А. Борковская (1960). К методике анализа растительных популяций. Бюлл. МОИП, 65, отд. биолог., 1. — Тимофеев-Ресовский Н. В. (1958). Микроэволюция. Элементарные явления, материал и факторы микроэволюционного процесса. Бот. журн., 3. — Iohansen W. (1903). Ueber Erblichkeit in Populationen und in reinen Linien.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

POPULATIONS AND THEIR ROLE IN THE LIFE OF A SPECIES

By V. N. Vassiljev

SUMMARY

A definition of the concept of «population» is given and the position of the population in the system of the species is established. Populations vary widely in size from species to species and the number of individuals per populations is subject to variations depending on the meteorological conditions.

Populations also undergo qualitative changes associated with the changes of the biocoenosis and of the entire natural environment. The action of the natural selection is directed to bring the status of the population to its optimum, but the latter always gradually shifts in some direction. The author insists that both the hereditary and the environmental factors are involved in the changes of populations. The life of a species and its evolution are manifested through the processes taking place in the populations. The author denies the crucial significance of isolation for the process of speciation postulated by many authors.

Л. И. Савич-Любицкая и З. Н. Смирнова

К БИОЛОГИИ И ГЕОГРАФИИ *BRYOERYTHROPHYLLUM RECURVIROSTRE* (HEDW.) CHEN — НОВОГО ВИДА ДЛЯ БРИОФЛОРЫ АНТАРКТИДЫ

С 4 рисунками

В связи с Международным геофизическим годом с 1956 г. началось всестороннее изучение советскими учеными Восточной Антарктиды. Большое внимание было уделено ими и биологическим исследованиям.

Как известно, крайняя суровость антарктического климата — низкие температуры воздуха даже в летний период, его низкая влажность, отсутствие жидких осадков и очень сильные ветры — создает чрезвычайно неблагоприятные условия для развития растительности.

В Восточной Антарктиде не найдено ни одного цветкового растения и обнаружены только водоросли, лишайники, мхи и микроскопические грибы (Голлербах и Сыроечковский, 1958). Как отмечено М. М. Голлербахом, участником Советской антарктической экспедиции, специально изучавшим в 1957 г. растительный покров Антарктиды, мхи распространены здесь довольно широко, образуя небольшие дерновинки среди камней или сплошь покрывая отдельные участки в постоянно влажных местах.

Советскими антарктическими экспедициями производились большие сборы мхов, переданные ими в Ботанический институт им. В. Л. Комарова Академии наук СССР для обработки. Среди них, в сборах О. С. Вялова (1956 г.), Е. С. Короткевича (1956 и 1957 гг.), М. М. Голлербаха (1957 г.) и М. И. Виноградова (1957 г.), нами был обнаружен и при этом в большом количестве мох *Bryoerythrophyllum recurvirostre* (Hedw.) Chen. Этот вид был собран почти исключительно в районе Бангер-Хилс, бывшей советской станции «Оазис».

Ранее в работе М. М. Голлербаха и Е. Е. Сыроечковского (1958 : 67) был указан, по нашим данным, род *Bryoerythrophyllum* (без определения до вида). В предварительном обзоре бриофитов континента Антарктиды и близлежащих островов Стир (Steere : 24, без даты), перечисляя виды семейства *Pottiaceae* (в широком смысле), не приводит ни одного представителя рода *Bryoerythrophyllum* Chen. Таким образом, наше указание на нахождение в антарктических сборах этого рода (с видом *B. recurvirostre*) является новым для Антарктиды в целом.

В Восточной Антарктиде у *B. recurvirostre*, как и у остальных изученных нами мхов из этого района, спорогоны отсутствуют. Антеридии и архегонии были найдены здесь в различных стадиях развития, однако оплодотворенные архегонии не попались ни разу; в северных же широтах этот обоеполый вид (с антеридиями и архегониями в общей обвертке) со спорогонами встречается часто.

Размножение *B. recurvirostre* здесь происходит исключительно вегетативным путем. Нами обнаружены на ризоидной протонеме этого вида различные стадии закладывания почек и развития из них облиственных растеньиц (рис. 1, *1—3*), причем протонема развивалась на обрывках ризоидов, найденных в детрите.

В начале этого процесса происходит посветление клеточных оболочек и позеленение ризоидов вследствие появления в их клетках более или менее многочисленных мелких хлоропластов. Затем на таких клетках воз-

никает начальная протонемная клетка, округлая и толстостенная, со многими мелкими хлоропластами (рис. 1, *1*, *нк*). Эта клетка образует выпуклину (рис. 1, *1*, *в*), вытягивающуюся в сосочек, который отчленяется

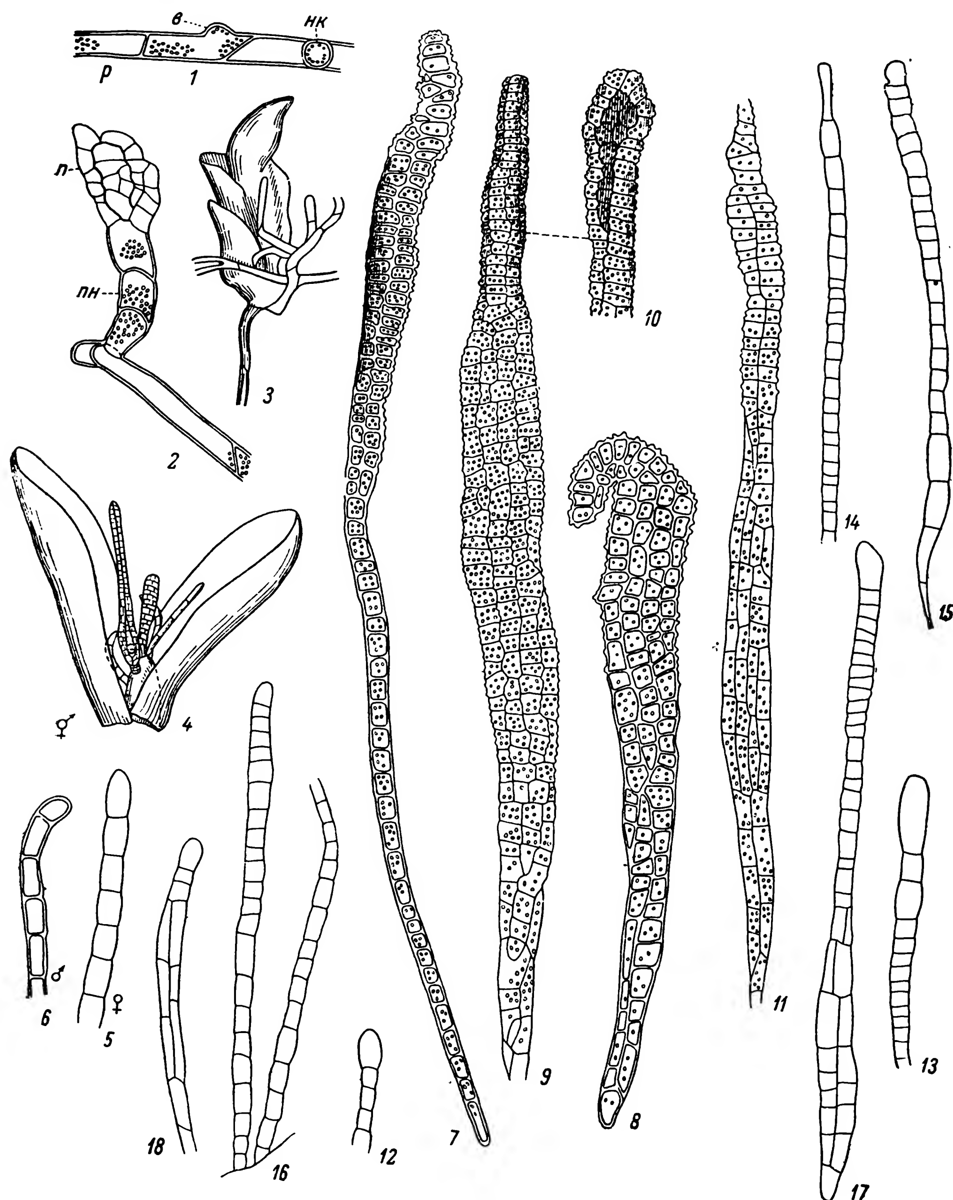


Рис. 1. *Bryoerythrophyllum recurvirostre* var. *antarcticum* Lyd. Savicz et Z. Smirn.

1 — начальная стадия развития протонемы на ризоиде (*р*): начальная клетка (*нк*) и выпуклина (*в*); *2* — развитие протонемной нити (*пн*) и почки (*п*) на ней; *3* — развитие из почки облиственного растеньица; *4* — молодые антеридии и архегонии с нитевидными парафизами в общей обвертке из покровных листочков; *5* — тонкостенная, бесцветная нитевидная парафиза (♀); *6* — толстостенная, окрашенная нитевидная парафиза (♂); *7*, *8* — листовидное образование 1-го типа; *9*, *10* — листовидное образование 2-го типа и его верхушка; *11* — листовидное образование 3-го типа; *12* — короткий булавовидный волосок с верхушки побега; *13—16* — длинные, однорядноклеточные булавовидные волоски из пазухи листьев; *17*, *18* — двурядноклеточные булавовидные волоски из пазухи листьев.

от клетки ризоида перегородкой, затем удлиняется и делится, в результате чего возникает протонемная нить из нескольких клеток (рис. 1, *2*, *пн*). На этой нити закладывается почка (рис. 1, *2*,*п*), из которой и развивается молодое облиственное растеньице с ризоидами в основании (рис. 1, *3*).

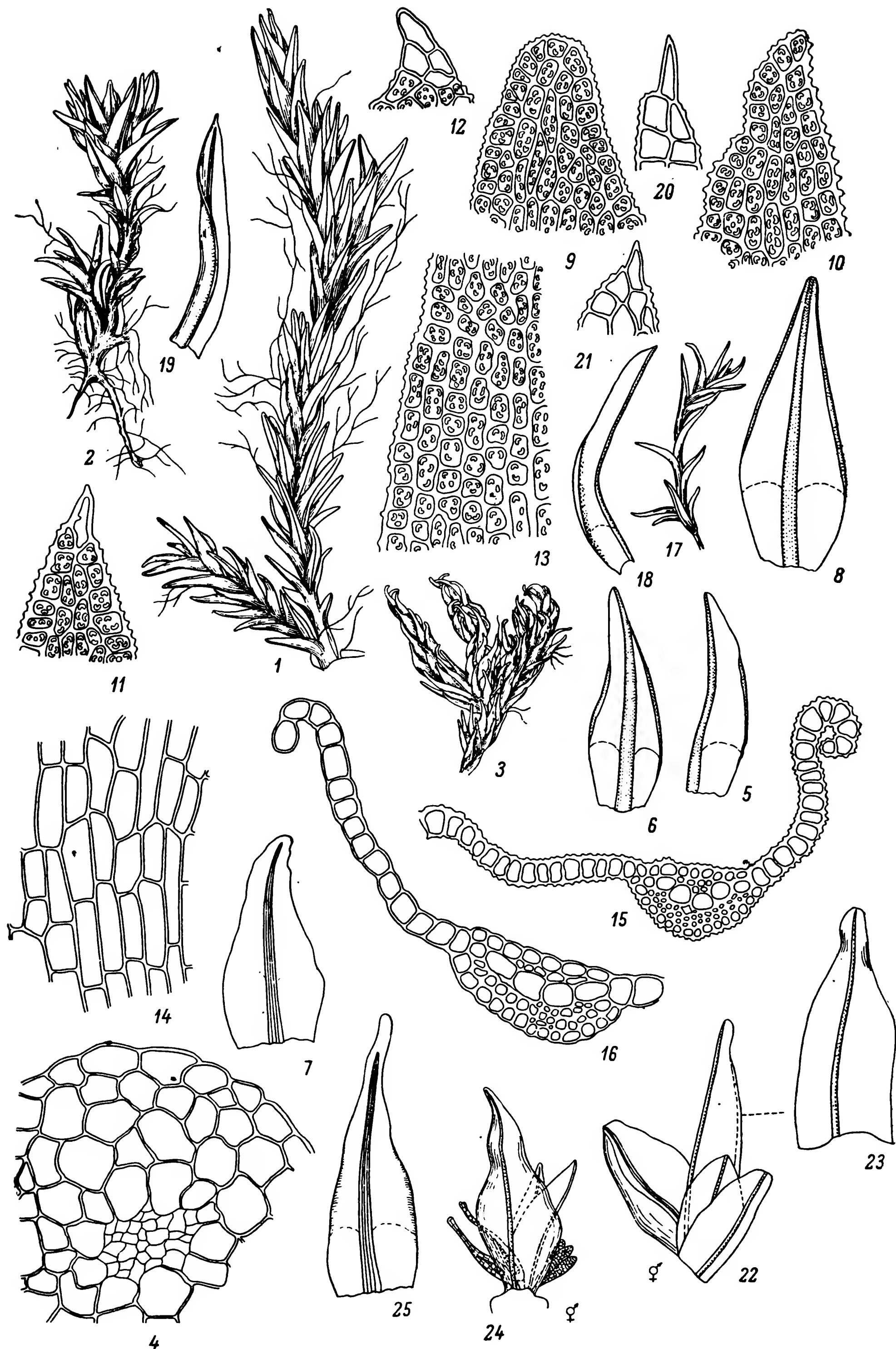


Рис. 2. *Bryoerythrophyllum recurvirostre* var. *antarcticum* Lyd. Savicz et Z. Smirn.

1 — общий облик растения с почти прямостоячими листьями; *2* — общий облик растения с отстоящими листьями; *3* — облик растения в сухом состоянии; *4* — часть поперечного среза стебля; *5*—*8* — листья; *9* — тупая верхушка листа и ее клеточная сеть; *10* — туповато заостренная верхушка листа и ее клеточная сеть; *11* — остроконечная верхушка листа; *12* — острая верхушка листа с кончиком из нескольких бесцветных клеток; *13* — клетки верхней половины листа у края; *14* — клетки основания листа; *15* — срез через лист в его средней части; *16* — срез через основание листа; *17* — побег с узкими и расставленными листьями; *18*, *19* — листья этого побега; *20*, *21* — острые верхушки листьев этого побега; *22* — первичные покровные листочки в основании молодого гинецея; *23* — наружный перихециальный лист; *24* — старые антеридии и архегонии в общей обертке из перихециальных листьев; *25* — наружный перихециальный лист.

Ранее такие же стадии развития почек на ризоидной протонеме нами были описаны более детально для эндема Антарктиды — *Sarconeurum glaciale* (Hook. fil. et Wils.) Card. et Bryhn (Савич-Любицкая и Смирнова, 1961, 1962).

В условиях Восточной Антарктиды вегетативное размножение посредством закладывания почек на ризоидной протонеме приобретает большое

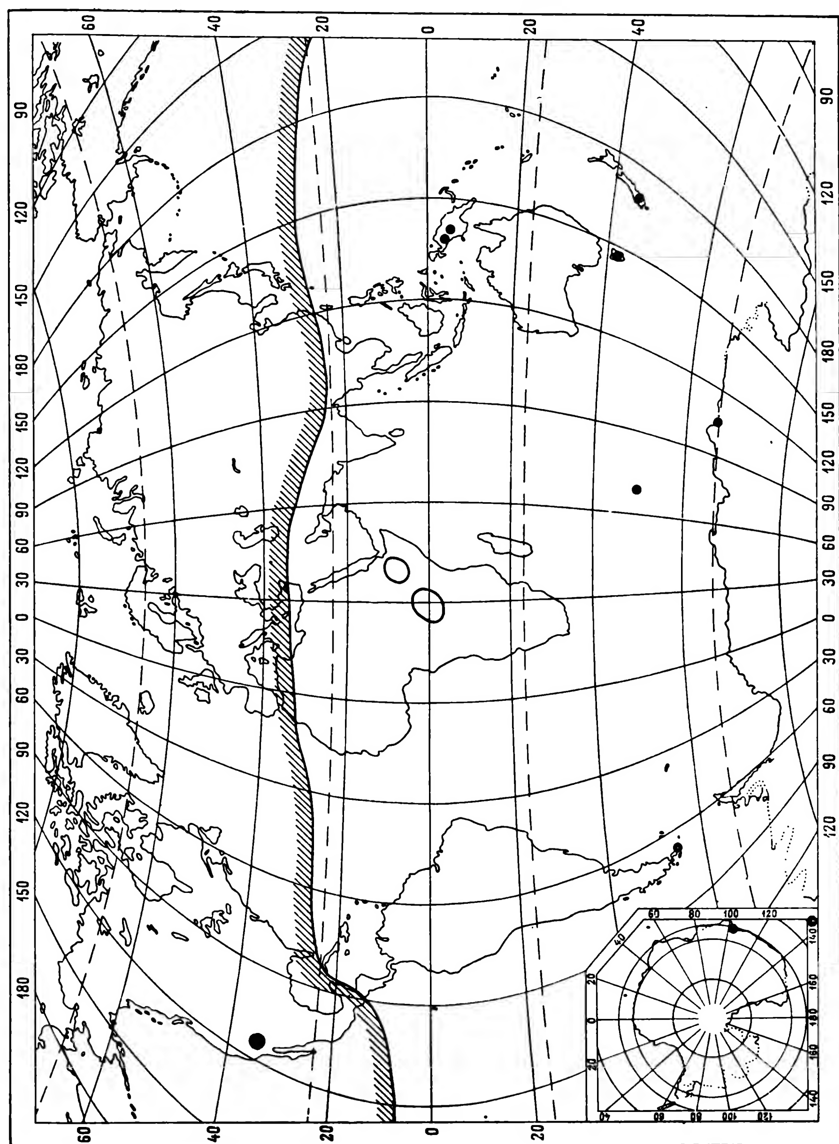


Рис. 3. Карта мирового распространения *Bryoerythrophyllum recurvirostre* (Hedw.) Chen.

значение и наблюдается у многих видов мхов (из родов *Sarconeurum*, *Grimmia*, *Bryum*, *Bryoerythrophyllum* и др.).

Несмотря на то что процесс оплодотворения у *B. recurvirostre* в условиях Восточной Антарктиды, по-видимому, отсутствует, антеридии и архегонии развиваются более или менее нормально.

Как известно, в гинецее обычно бывают бесцветные однорядноклеточные нитевидные парафизы, в андроцее же могут быть парафизы нитевидные или иной формы — булавовидные, головчатые, листовидные и др. У обоеполых видов иногда отмечалось наличие одновременно парафиз двух ти-

пов, например нитевидных и булавовидных, причем первые были приурочены к архегониям, а вторые — к антеридиям (Lorch, 1931 : 151).

У *B. recurvirostre* нами были обнаружены при изучении гербарных материалов из СССР нитевидные парафизы: около архегониев — бесцветные, тонкостенные, с тупозаостренной конечной клеткой и около антеридиев — буровато-желтые, толстостенные, с закругленной конечной клеткой. Такие же нитевидные парафизы двух типов были найдены нами и на антарктических экземплярах *B. recurvirostre* (рис. 1, *4—6*). Следует отметить, что встречались они обычно в небольшом количестве, в особенности толстостенные, окрашенные.

Среди половых органов у *B. recurvirostre* из Восточной Антарктиды нами были обнаружены вместе с однорядноклеточными нитевидными парафизами своеобразные листовидные образования, расширенные в верхней части в пластинку шириной в 2—4, реже в 5 клеток; эта пластинка заканчивается одной или несколькими буроватыми, иногда вздутыми клетками, а книзу утончается в более или менее длинную, одно- или двурядноклеточную, иногда бесцветную нить. Клетки пластинчатой и нитевидной частей обычно содержат в большем или меньшем количестве хлоропласты, позже они буреют, начиная с верхней части.

Впервые найденные нами у этого вида листовидные образования бывают трех типов: 1) четырехрядноклеточные, в расширенной части из коротких и широких клеток с несколько утолщенными стенками, богатых хлоропластами и с папиллами вплоть до их буреющей верхушки (рис. 1, *7*, *8*); 2) четырех-пятирядноклеточные, в расширенной части также из коротких и широких клеток, папиллозных и богатых хлоропластами, но тонкостенных (как у следующего типа) с несколько вздутой, вогнутой и сильно мамиллозно-папиллозной верхушкой (рис. 1, *9*, *10*); 3) четырехрядноклеточные, из удлиненных и узких, тонкостенных, светло-зеленых, гладких клеток, кверху переходящих в короткие и широкие, сменяющиеся затем поперечноширокими, папиллозными, буроватыми клетками и заканчивающиеся одним рядом таких же клеток (рис. 1, *11*).

Густо-зеленые, папиллозные листовидные образования были обнаружены нами на верхушке побега среди нитевидных парафиз, булавовидных волосков и половых органов также и на ранней стадии развития последних. Эти образования, несколько возвышаясь над парафизами, бросаются в глаза своей ярко-зеленой окраской и пластинчатой формой. Позже такие образования вырастают, значительно превышая в длину нитевидные парафизы, и легко выпадают; у некоторых из них верхушка вздутая и вогнутая (рис. 1, *10*). Эти листовидные образования напоминают листовидные парафизы *Polytrichum* (Schimper,[1] 1848 : 87, tab. VI, 41) и *Dawsonia* (Lorch,[2] 1931 : 150, Abb. 103, *5*).

Гебель (Goebel, 1930 : 944, 992) отмечает, что нитевидные парафизы некоторых мхов (*Polytrichum*) могут переходить в клеточные пластинки. Лорх (1931) рассматривает парафизы, расширенные в верхней части в клеточную пластинку, как высокоорганизованные. По-видимому, листовидные образования, найденные у антарктического *B. recurvirostre*, являются именно такими парафизами.

Благодаря своей ярко-зеленой окраске они сильнее ассимилируют, чем нитевидные парафизы. Не исключена также возможность, что эти

---

[1] У Шимпера (Schimper, 1848) в объяснениях к таблице VI подпись к рис. 41 — «булавовидная парафиза *Funaria*» — должна быть отнесена к рис. 40, а подпись к рис. 40 — «листовидная парафиза *Polytrichum*» — к рис. 41. Эта же ошибка повторена и в другой работе Шимпера (Schimper, 1850, tab. VI), в тексте же ссылки на рисунки в обеих работах даны правильно.

[2] У Лорха (Lorch, 1931: 150, Abb. 103, 7) приводится тот же рисунок листовидной парафизы из Шимпера, но он также неправильно отнесен к *Funaria*, а не к *Polytrichum*, что повторяется и в тексте. Та же ошибка оказалась и в других работах, например в мировой сводке Энглера у Руланда (Ruhland, 1900: 217, Fig. 131; 1924: 71, Fig. 72).

загадочные образования, позже легко выпадающие, могут служить и для вегетативного размножения *B. recurvirostre*.

Среди половых органов в ранней стадии их развития нами были обнаружены также и многочисленные булавовидные волоски, состоящие из бесцветной, вздутой, булавовидной конечной клетки (по-видимому, отделяющей слизь) и нескольких, слегка буроватых, мелких стебельковых клеток (рис. 1, *12*). Кроме того, булавовидные волоски были найдены нами в пазухах верхних листьев (по 2 и более) в виде более длинных (до 30 клеток в длину), однорядно- (рис. 1, *13—16*), реже местами двурядноклеточных (рис. 1, *17*, *18*) буровато-желтых нитей с такой же булавовидной конечной клеткой, бесцветной, иногда расплывающейся.

Как известно, у мхов стебелек булавовидного волоска обычно однорядноклеточный и состоит из одной или нескольких (реже более) клеток. У антарктических экземпляров *B. recurvirostre* стебелек развитого булавовидного волоска однорядно-, местами двурядноклеточный, из многих клеток. Двурядноклеточные булавовидные волоски этого вида несколько сходны с нижней частью некоторых его листовидных парафиз и напоминают двурядноклеточные парафизы из андроцея *Dawsonia superba* R. Br. (Goebel, 1906 : 19, Fig. 11).

Гебель (Goebel, 1930 : 944) указывает, что булавовидные волоски связаны переходами с нитевидными парафизами и близкородственны с ними. Согласно же Аренсу (Arens, 1933 : 348), булавовидные волоски гомологичны ризоидам, о чем говорит бурая окраска стенок стебельковых клеток и наличие у некоторых видов косых поперечных перегородок у нижних клеток стебелька. Косые перегородки изредка встречаются и у антарктического *B. recurvirostre* в нижних стебельковых клетках некоторых двурядноклеточных булавовидных волосков при наличии у них бурой окраски клеточных стенок (рис. 1, *18*).

По Гебелю (Goebel, 1930 : 984), булавовидные волоски образуются в области верхушки стебля и служат для защиты его точки роста благодаря отделению ими слизи. В пользу этого говорит также их раннее развитие. Они возникают выше листового зачатка и находятся большей частью в пазухах листьев. Аренс (1933) полагает на основании своих опытов, что булавовидные волоски молодой части стебля не только защищают растущую его часть от высыхания, выделяя слизь, но также всасывают и проводят воду к стеблю, что очень важно для его роста.

Густо расположенные булавовидные волоски у *B. recurvirostre* вначале защищают растущую часть стебля от высыхания, позже, после остановки роста из-за закладки половых органов, могут совместно с парафизами длительно капиллярно удерживать воду и содействовать защите молодых половых органов от высыхания. Однако суровые климатические условия Восточной Антарктиды — крайняя сухость климата (выпадение твердых осадков даже летом, сильные иссушающие ветры и т. п.), а также краткость вегетационного периода — затрудняют процесс оплодотворения.

Обилие и своеобразие булавовидных волосков, листовидные «парафизы», размножение посредством закладывания почек на ризоидной протонеме — все эти биологические особенности являются, по-видимому, результатом приспособления *B. recurvirostre* к существованию в крайне суровых условиях Антарктиды.

Этот вид образует здесь очень низкие, плотные, часто обширные, темно окрашенные дерновинки, с обильно развитыми, необычайно мощными ризоидами. Стебли большей частью под перихецием образуют обновляющие побеги, которые обычно снова заканчиваются перихециями, что наблюдается также в Арктике и в высокогорьях умеренных широт. *B. recurvirostre*, широко распространенный в северном полушарии вид, обладает большой изменчивостью и дает много форм.

Среди них заслуживают внимания разнолистные, или гетерофильные, формы, так как у большинства антарктических экземпляров *B. recurvirostre* встречаются на одном и том же побеге и тупые и островатые листья.

Форма *B. recurvirostre* с тупыми, закругленными листьями приводилась и для северного полушария. Так, например, она описана Рёллем (Röll, 1899 : 261) из горных районов Верхней Баварии (как *Didymodon rubellus* var. *obtusifolius* Röll). Этот вид, согласно Рёллю, изменяется в указанных районах в длине листьев, в степени отвороченности их краев и зубчатости верхушки, иногда даже совсем цельнокрайной. Подпера (Podpěra, 1954 : 218) рассматривает эту туполистную разновидность только как форму *B. recurvirostre*.

Из северо-западного Афганистана (на высоте 2100 м над ур. м.) Фрёлихом (Froehlich, 1955 : 61) также была описана, как *D. recurvirostris* var. *obtusifolius* Froehlich, форма «с тупо- или закругленно заостренными, цельнокрайными листьями, с жилкой, исчезающей ниже верхушки».

На экземпляре *Barbula recurvirostris* (Hedw.) Dix. (=*Bryoerythrophyllum recurvirostre* [Hedw.] Chen) из сборов Порсильда (M. P. Porsild) 1898 г. с о. Диско (Зап. Гренландия, 69°25′ с. ш. и 53°20′ зап. д.), под № 3913, любезно присланном в гербарий споровых растений Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР д-ром К. Хольменом (K. Holmen, Дания), нами были обнаружены листья двух типов. Нередко на одном и том же побеге были короткие и широкие листья, как тупые, так и остроконечные, те и другие цельнокрайные, с более или менее отвороченными почти до верхушки краями.

Следовательно, в Арктике, как и в Антарктике, наблюдается сходная изменчивость основных признаков *B. recurvirostre*.

Кажется несколько неожиданным, что для более северных частей Гренландии (Земля Пири, 82—83° с. ш.) туполистные формы этого вида не отмечены. Так, Хольмен (Holmen, 1960 : 36—37) указывает, что *B. recurvirostris*, очень обычный и широко распространенный в Гренландии вид, на Земле Пири большей частью весьма однороден и типичен по своим признакам — по окраске и остро заостренным кончикам листьев; ширина же жилки и ширина отвороченного края листа варьируют, на основании чего Хольменом и была описана новая разновидность — var. *latinervia* Holmen.

Таким образом, в горных условиях северных умеренных широт *B. recurvirostre* изменяется в тех же направлениях, как и в арктических и антарктических. Однако в наиболее суровых, антарктических условиях, этот вид, помимо низкого роста, очень плотных дерновинок, с преобладанием тупых и цельнокрайных, прижатых к стеблю листьев, при отсутствии спорогонов, обладает обильными своеобразными булавовидными волосками и листовидными «парафизами», а также способом вегетативного размножения, не свойственным ему, насколько нам известно, в других условиях его существования.

Все это позволяет нам выделить новую разновидность *B. recurvirostre* var. *antarcticum*, описание которой приводится ниже.

Bryoerythrophyllum recurvirostre var. antarcticum Lyd. Savicz et Z. Smirn. var. nov. (Fig. 2, *1—25*).

D e s c r i p t i o. Caespituli humillimi et maxime compacti. Caulis 2—8 mm altus, rhizoidibus robustis fuscis per totam fere longitudinem usque ad apicem tectus, basi copiosioribus. Folia plus minusve patentia (fig. 2, *1*, *2*, *17*) sicca appressa, haud crispa, apice incurvata, unilateraliter versa (fig. 2, *3*) 0.4—2.4 mm longa, 0.19—0.48 mm lata ovato-lanceolata, (fig. 2, *5—8*), rarius lineari-lanceolata (fig. 2, *18*, *19*), apice rotundata et obtusa (fig. 2, *9*), vel obtusiuscula ad acutiuscula (fig. 2, *10*) interdum, acumine unicellulari hyalino levi (fig. 2, *11*), rarius acutiusculo hyalino paucicellulari (fig. 2, *12*), marginibus papilloso-crenulatis, vix emarginatis, in parte media vel fere ad apicem revolutis (fig. 2, *5*, *6*, *8*, *18*, *19*); in planta eadem folia tam obtusiuscula, quam acutiuscula sunt. Nervus basi 0.005—0.1 mm latus. Cellulae laminae folii in parte media 10 μ in diam., cellulis elongatis, 10—12 μ longis, 7—12 μ latis intermixtae. Folia perichaetialia exteriora caulinis majora, apice elongato, obtuso, interiora breviora, obtusiuscula, marginibus saepius planis (fig. 1, *4*). Inter antheridia juvenilia et archegonia paraphyses filiformes biformes (fig. 1, *5*, *6*), pili clavati breves (fig. 1, *12*) et formationes foliiformes (fig. 1, *7—11*), in axilis foliorum superiorum pili clavati longi (fig. 1, *13—17*) et formationes melius evolutae adsunt.

A var. recurvirostre foliis integerrimis plerumque obtusis, siccis appressis, piliis clavatis peculiaribus et formationibus («paraphysum») foliiformibus necnon modo reproductionis vegetativae per gemmas in protonema rhizoidea differt.

H a b i t a t i o. Antarctida Orientalis, Banger Hills, pars centralis, ad W ab statione «Oasis», fundus lapidosus vallis cum rivulo, ⚥, 24 I 1956, legit E. S. Korotkevicz. Typus in Herb. Inst. Bot. nom. V. L. Komarovii Ac. Sci. U. R. S. S. in Leningrad conservatur.

О п и с а н и е (рис. 2, *1—25*). Дерновинки очень низкие и плотные, красновато-бурые. Стебель 2—8 мм выс., тонкий, разветвленный, большей частью с двумя подверхушечными побегами, более или менее густо, реже рыхло облиственный, с мощными, бурыми, гладкими ризоидами, рассеянными по всей его длине почти до верхушки, но более обильными в его основании, округлоугловатый, 0.16—0.29 мм в диам., с довольно большим центральным пучком. Листья, отстоящие до отогнутых, сухие, при-

жатые, некудрявые, на верхушке побега согнутые внутрь и слегка обращенные в одну сторону, 0.4—2.4 мм дл., яйцевидноланцетные, реже линейноланцетные, в нижней половине расширенные, 0.19—0.48 мм шир., в основании немного суженные, на верхушке тупые и закругленные или туповатые до островатых на одном и том же побеге, иногда заканчивающиеся одноклеточным, бесцветным и гладким острием, реже островатым бесцветным кончиком из немногих клеток, с папиллозно-городчатыми, иногда слабо выемчатыми краями, отвороченными в средней части или почти до верхушки, с обеих сторон листа или только с одной; нижние листья иногда с плоскими с обеих сторон краями.

Жилка красно-бурая, в основании более широкая, 0.05—0.1 мм шир., папиллозная с обеих сторон, оканчивается ниже верхушки листа или в ней, плосковыпуклая, на срезе с 5—6 срединными указателями, группой сопроводителей, двумя стереидными пучками и слабо выраженными наружными клетками. Клетки пластинки в средней части листа округлоквадратные до округло- 5—6-угольных, 10 μ в диам., смешанные с несколько вытянутыми клетками (10—12 μ дл. и 7—15 μ шир.), с утолщенными стенками, папиллозные с обеих сторон (папиллы подковообразные или кольчатые). Однодомный (⚥); молодые антеридии и архегонии вместе с парафизами и булавовидными волосками в общей обертке из коротких и закругленных на верхушке, прозрачных, гладких, буроватых (вначале желто-зеленых) покровных листочков; старые антеридии и архегонии (по-видимому, прошлогодние), иногда поврежденные, окружены более крупными перихециальными листьями, наружными — с вытянутой, тупой или островатой верхушкой, с отвороченными краями, внутренними — более короткими, туповатыми, большей частью с плоскими краями; в основании молодого гинецея иногда сохраняются и первичные покровные листочки; имеются нитевидные парафизы двух типов (рис. 1, *5*, *6*) — бесцветные, тонкостенные и буровато-желтые, толстостенные, а также короткие булавовидные волоски (рис. 1, *12*) и листовидные «парафизы»; в пазухах верхних листьев длинные булавовидные волоски (рис. 1, *13*, *17*) и более развитые листовидные «парафизы» (рис. 1, *7—11*). Вегетативное размножение посредством образования почек на ризоидной протонеме.

B. recurvirostre был собран в большом количестве в Бангер-Хилс. Он встречается там во влажных местах на мелкоземе, большей частью близ ручейков и в их русле, по берегам озер, заливов и фиордов, в ямах, впадинах и ложбинах, на каменистом дне долин, среди камней и валунов, у подножия сопок. В таких же условиях этот вид был собран и на островах, примыкающих к архипелагу Хайджамп (к северу от Бангер-Хилс) и на Холмах Обручева (к юго-западу от Бангер-Хилс).

B. recurvirostre встречается в северном и южном полушариях, от Арктики до Антарктики (рис. 3). В северном полушарии он заходит в высокую Арктику (до 75° с. ш. на о. Котельном, до 82°32′ с. ш. в северной части о. Элсмир и до 83° с. ш. на Земле Пири), широко распространен (как на равнине, так и в горах) в умеренных широтах Европы, Азии и Сев. Америки, убывая к югу и встречаясь рассеянно в Средиземноморье (включая Северную Африку). В тропиках этот вид поднимается высоко в горы Центральной и Восточной Африки, Центральной Америки (Мексики, Гватемалы), Новой Гвинеи (до 4000 м над ур. м.). Кроме того, этот вид указывается для Южной Америки (Огненная Земля, р. Оливиа, у канала Бигль [1]), Фолклендских о-вов, Тасмании и Южного о-ва Новой Зеландии. По нашим исследованиям, *Didymodon austro-alpigenus* с о. Кергелен [2] оказался также *B. recurvirostre*.

Нахождение *B. recurvirostre* в Антарктиде не является, таким образом, неожиданным, так как он был найден на некоторых близлежащих к ней островах (Огненная Земля, Тасмания, Новая Зеландия и о. Кергелен).

В 1874 г. д-ром Науманом (Naumann), участником германской экспедиции 1874—1876 гг. на судне Gazelle, был собран на о. Кергелен новый вид мха, описанный Мюллером (K. Müller, 1884 : 80), как *Trichostomum austro-alpigenum* C. Müller. В 1902 г. этот вид был отнесен Бротерусом (Brotherus, 1909 : 405) к подроду *Erythrophyllum*

---

[1] По Кардо (Cardot, 1905 : 1002; 1908 : 92), он указывается как *D. rubellus* (Hoffm.) Br. et Sch.

[2] У Пари (Paris, 1904 : 69) для о. Кергелен указан, очевидно, ошибочно, *Didymodon erubescens* Mitt., являющийся, согласно Диксону (Dixon, 1923 : 125), синонимом *D. rubellus* (Hoffm.) B. S. G. (= *B. recurvirostre*). Однако в сводке по Новой Зеландии Диксона (1923), как и в мировой сводке Бротеруса (Brotherus, 1909 : 405; 1924 : 273), *D. erubescens* отмечен только для Новой Зеландии.

(Lindb.) Broth. рода *Didymodon* Hedw., ныне выделенному в род *Bryoerythrophyllum* Chen. Позже *Didymodon austro-alpigenus* повторно был собран на о. Кергелен Р. Дю Бати (R. Du Baty), начальником французской экспедиции 1913—1914 гг. Сборы Дю Бати были определены и описаны Кардо (Cardot, 1916 : 338). Приводя для *D. austro-alpigenus* диагноз Мюллера, Кардо отмечает особенность этого вида — согнутость внутрь его красноватых верхушечных листьев. Однако автор указывает, что он пока еще не может объединить этот вид с близко стоящим к нему *D. alpigenus* Vent. из-за отсутствия у него спорогона, строение которого, возможно, могло бы дать особые признаки отличия, необходимые для окончательного суждения; видимо поэтому он и приводит здесь этот вид со знаком вопроса.

Благодаря любезности д-ра В. Аллорж (V. Allorge) и д-ра С. Жовэ-Аст (S. Jovet-Ast) мы получили из Национального естественноисторического музея (Париж) образец *D. austro-alpigenus* сборов Дю Бати. Изучив присланный нам экземпляр, мы пришли к заключению, что *D. austro-alpigenus* (рис. 4, *1—11*) можно отождествить с *Bryoerythrophyllum recurvirostre*. В пользу этого говорит форма его узких листьев с отвороченными почти до верхушки краями и наличие лишь немногих зубчиков на самом кончике листа. Кроме того, нами были обнаружены не известные ранее у *D. austro-alpigenus* половые органы, с таким же их распределением, как и у *B. recurvirostre* (⚥). Мы должны, однако, отметить, что у исследованного нами образца *D. austro-alpigenus* клетки листьев оказались сильно папиллозными, а не почти гладкими, как это указано Мюллером (l. c.) в диагнозе *T. austro-alpigenum*.

Общий облик *B. recurvirostre* из Восточной Антарктиды сходен с обликом *D. austro-alpigenus* с о. Кергелен, особенно в сухом состоянии (рис. 2, *3*). Тонкие, рыхло облиственные побеги его с узкими листьями (рис. 2, *17—19*) имеют еще большее сходство с последним видом. Однако у большинства антарктических экземпляров чаще встречаются побеги с более широкими и более короткими листьями, с туповатой, незубчатой верхушкой, с цельными и большей частью с менее высоко отвороченными краями.

B. recurvirostre, почти космополитный вид, является преимущественно напочвенным и базигипоацидофильным мхом, поселяющимся на участках обнаженной, особенно известковистой почвы, с pH в пределах 5.6—7.6 (Apinis a. Lacis, 1934—1935 : 22). Он растет обычно в условиях среднего увлажнения, но может переносить и длительные периоды засушливости, входя нередко в состав ксерофильных растительных группировок. *B. recurvirostre* встречается также на покрытых слоем гумуса или мелкозема различных горных породах, особенно содержащих известь, предпочитая наклонные поверхности или трещины и мелкие расщелины. Реже он растет на гнилой древесине, на крышах и стенах.

В горах он поднимается от нижнего лесного до снегового пояса включительно. Наибольшего распространения он достигает в умеренной зоне северного полушария.

Встречаясь в крайне разнообразных условиях внешней среды, этот вид дает много экологических форм и несколько разновидностей, [1] известных для северного полушария.

Цитологическое изучение, проведенное на популяциях *B. recurvirostre* из арктической Аляски (Steere, 1954 : 105) и с Канадских Скалистых гор (Anderson a. Crum, 1958 : 25), показало, что у него в обоих случаях n=13. Было бы крайне интересно получить данные цитологического изучения популяций этого вида и из Антарктиды.

Таким образом, в крайне суровых условиях Восточной Антарктиды у *B. recurvirostre* нами обнаружен ряд морфологических и биологических особенностей. Среди половых органов этого обоеполого вида найдены нитевидные парафизы двух типов: бесцветные, тонкостенные — около архегониев и буровато-желтые, толстостенные — около антеридиев. Кроме того, среди половых органов впервые для этого вида нами описаны своеобразные, ярко-зеленые листовидные образования (листовидные парафизы) трех типов. Обилие хлоропластов в клетках этих листовидных образований, видимо, говорит о более интенсивной, чем у нитевидных парафиз, их ассимиляционной способности. Позже листовидные образования вырастают, легко выпадают и, возможно, служат для вегетативного размножения.

---

[1] *B. alpigenum* (Vent.) Chen, рассматриваемый некоторыми авторами как *Didymodon rubellus* var. *dentatus* Schimp., принимается нами за самостоятельный вид.

Обнаруженные нами многочисленные булавовидные волоски, вначале защищающие растущую часть стебля от высыхания посредством выделения слизи, позже, вместе с парафизами, капиллярно удерживают воду,

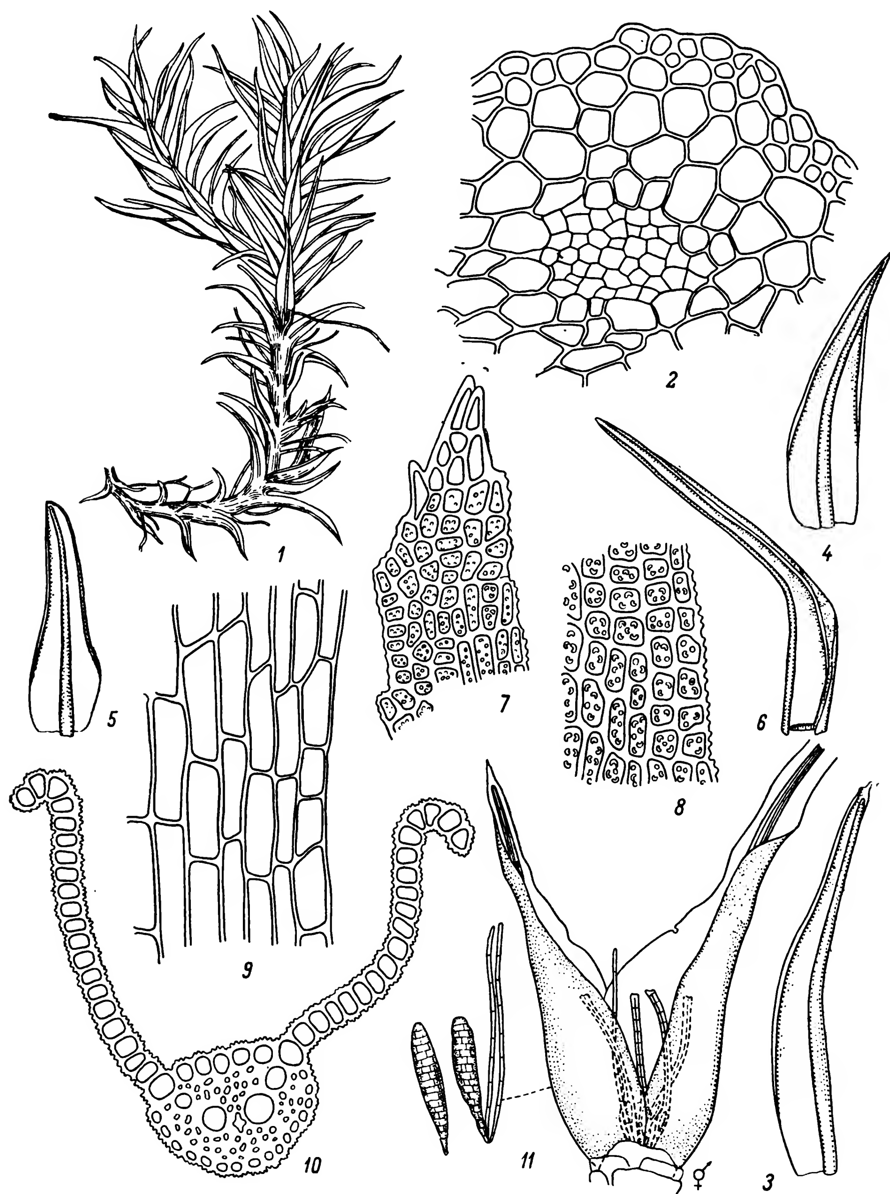


Рис. 4. *Didymodon austro-alpigenus* (C. Müll.) Broth. (=*B. recurvirostre* (Hedw.) Chen.

1 — общий облик растения; 2 — часть поперечного среза стебля; 3—6 — листья; 7 — верхушка листа и ее клеточная сеть; 8 — клетки средней части листа у края; 9 — клетки основания листа у края; 10 — поперечный срез листа; 11 — архегонии и антеридии, (*слева*) с парафизами (⚥). Рисунок с экземпляра сборов Дю Бати с о. Кергелена.

что очень важно при крайней сухости климата и иссушающих ветрах Антарктиды.

Размножение *B. recurvirostre* здесь происходит исключительно вегетативно, посредством закладывания почек на ризоидной протонеме и последующего развития из них облиственных растеньиц.

В заключение считаем своим долгом выразить благодарность д-ру В. Аллорж, д-ру С. Жовэ-Аст и д-ру К. Хольмену за присланные образцы мхов, необходимые для нашей работы.

ЛИТЕРАТУРА

Голлербах М. М. и Е. Е. Сыроечковский. (1958). Биогеографические исследования в Антарктиде в 1957 г. Изв. АН СССР, сер. географ., 6. — (Савич-Любицкая Л. И. и З. Н. Смирнова) Savicz-Ljubitzkaja L. I. a. Z. N. Smirnova. (1961). On the modes of reproduction of *Sarconeurum glaciale* (Hook. fil. et Wils.) Card. et Bryhn, an endemic moss of the Antarctica. Rev. bryolog. et lichénolog., 30, 3—4. — Савич-Любицкая Л. И. и З. Н. Смирнова. (1962). Эндем Антарктиды — мох *Sarconeurum glaciale* (Hook. fil. et Wils.) Card. et Bryhn. Результаты биолог. исслед. Советск. антарктич. экспед. 1955—1958 гг. — Anderson L. a. H. Crum. (1958). Cytotaxonomic studies on Mosses of the Canadian Rocky Mountains. Bull. 160, Contribut. to Bot. — Apinis A. a. L. Lacis. (1934—1935). Data on the ecology of Bryophytes. II. Acidity of the substrata of *Musci*. Acta Horti Bot. Univers. Latviensis, IX/X. — Arens P. (1933). Ueber die Natur der Keulenhaare der Laubmoose. Ber. d. Deutsch. Bot. Gesellsch., II. — Brotherus V. F. (1909). *Bryales* in Engl. u. Prantl's Natürl. Pflanzenfam., LI, 3, 1. — Brotherus V. F. (1924). *Bryales* in Engl. u. Prantl's Natürl. Pflanzenfam. ed. 2, 10, 1. — Cardot J. (1905). Notice préliminaire sur les Mousses recueillies par l'Expédition antarctique suédoise. I. Espéces de la Région Magellanique. Bull. Herb. Boiss. sér. 2, V, 11. — Cardot J. (1908). La Flore bryologique des Terres Magellaniques, de la Géorgie du Sud et de l'Antarctide. Wissensch. Ergebn. d. Schwed. Südpolar-Expedition 1901—1903 unter Leitung von Dr. Otto Nordenskjöld. IV, Lief. 8, Stockholm. — Cardot J. (1916). Note sur les Mousses de Kerguelen. Bull. du Museum d'Histoire Naturelle, 22. — Dixon H. N. (1923). Studies in the Bryology of New Zealand, III. New Zealand Inst. Bull., 3. — Froehlich J. (1955). Die von Dr. A. Gilli in den Jahren 1949 bis 1951 in Zentral-, Ost- und Nordost-Afghanistan gesammelten *Bryophyten*. Mitteil. d. Thüring. Bot. Gesellsch. I, $^2/_3$. — Goebel K. (1906). Archegoniatenstudien, X. Beiträge zur Kenntnis australischer und neusseländischer *Bryophyten*. Flora, 96. — Goebel K. (1930). Organographie der Pflanzen. — Holmen K. (1960). The Mosses of Peary Land North Greenland. Meddelelser om Grønland, 163, 2. — Lorch W. (1931). Anatomie der Laubmoose. Linsbauer's Handbuch der Pflanzenanatomie, Abt. II, Teil 2: *Bryophyten*, VII/I. — Müller K. (1884). Die auf der Expedition S. M. S. «Gaselle» von Dr. Naumann gesammelten Laubmoose. Engler's Bot. Jahrb. Systematik, Pflanzengesch. u. Pflanzengeogr., V, I. — Paris E. G. (1904). Index bryologicus, II. — Podpěra J. (1954). Conspectus Muscorum Europaeorum. — Röll J. (1899). Beiträge zur Laub- und Torfmoos-Flora von Oberbayern. Hedwigia, XXXVIII, 5. — Ruhland W. (1900). Fortpflanzungsverhältnisse und Entwicklungsgeschichte. Engl. u. Prantl's Natürl. Pflanzenfam., I, 3, 1. — Ruhland W. (1924). *Musci*. Engl. u. Prantl's Natürl. Pflanzenfam., ed. 2, I, 3, 1. — Schimper W. P. (1848). Recherches anatomiques et morphologiques sur les Mousses. — Schimper W. P. (1850). Recherches anatomiques et morphologiques sur les Mousses. Mémoires de la Soc. du Muséum d'Histoire Natur. de Strasbourg, IV, I. — Steere W. C. (1954). Chromosome number and behavior in arctic mosses. Bot. Gaz., 116, 2. — Steere W. C. — (без даты). A preliminary Review of the *Bryophytes* of Antarctica. Publication 839. Nation. Acad. of Sci.—Nation. Research Council.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

A CONTRIBUTION TO THE BIOLOGY AND GEOGRAPHY OF *BRYOERYTHROPHYLLUM RECURVIROSTRE* (HEDW.) CHEN — A NEW SPECIES IN THE BRYOFLORA OF THE ANTARCTICA

By L. I. Savicz-Ljubitzkaja and Z. N. Smirnova

SUMMARY

The genus *Bryoerythrophyllum* Chen new for the entire Antarctica, was found by the authors in the collections of the Soviet Antarctic Expedition made in 1956 and 1957. It is represented by the species *B. recurvirostre* (Hedw.) Chen. Under the extremely

adverse climatic conditions of the Eastern Antarctica this species has acquired some peculiar morphological and biological features. Three types of brightgreen leaf-like formations and clavate hairs were found among the young sexual organs. A new for this species mode of vegetative reproduction by means of initiation of buds on the rhizoid protonema has been established. All these observations made it possible to distinguish this form as a separate new variety, *B. recurvirostre* var. *antarcticum* Lyd. Savicz et Z. Smirn.

At later developmental stages the above mentioned leaflike formations easily fall out and, possibly, serve for the vegetative propagation. The clavate hairs originally protect the growing part of the stem from desiccation by the excretion of mucus. Later, after the initiation of the sexual organs, together with the filiform paraphyses, they participate in the capillary retention of water, so important under the conditions of the extremely dry climate and the desiccating winds of the Antarctica.

М. А. Бондарцева

ОБ АНАТОМИЧЕСКОМ КРИТЕРИИ В СИСТЕМАТИКЕ АФИЛЛОФОРОВЫХ ГРИБОВ

С 3 рисунками

(Получено 13 VIII 1962)

Анатомический метод получил применение в систематике афиллофоровых грибов сравнительно недавно. Впервые понятие о дифференциации гиф в плодовых телах появилось в 1932 г. в работе Корнера (E. J. H. Corner; цитир. по Cunningham, 1954) об анатомии тропического трутовика *Polystictus xanthopus* Fr. Изучая плодовые тела этого гриба, Корнер обнаружил, что они состоят из гиф трех типов, которые были названы им скелетными, связывающими и генеративными. Долгое время он не пытался использовать свое открытие для целей систематики, и только начиная с 1947 г. его метод получил развитие в работах Канингема (G. H. Cunningham), а затем и в его собственных. Последние годы уже многие ученые стали обращать внимание на этот метод. Среди них прежде всего следует назвать имена Рэгеба (Ragab, 1953), Фидальго (Fidalgo), Котлабы и Поузара (Kotlaba a. Pouzar, 1957, 1958), Хансена (Hansen, 1958, 1960), Пилата (Pilát, 1958), Рида (Reid, 1958, 1959) и Слиша (A. R. Slysh, 1960). Ряд авторов, например Джилбертсон (Gilbertson, 1961), не пользуясь терминологией Корнера, в описаниях все же указывают на различия в типах гиф.

В несколько ином плане вопросы анатомии были разработаны Пинто-Лопесом (Pinto-Lopes), но на предложенной им классификации мы здесь останавливаться не будем, так как принципиально его метод, на наш взгляд, мало чем отличается от более четко разработанного метода Корнера. Что же касается его системы сем. *Polyporaceae*, то она носит искусственный характер и в свое время была рассмотрена нами (Бондарцева, 1961).

Наиболее полное выражение анатомический метод получил в работах Канингема (1947) о Новозеландских *Polyporaceae* и особенно в монографии Корнера о *Clavariaceae*. В этой монографии классификация производится на основе детальнейшего анатомо-морфологического анализа. Характерно, однако, что дифференциация гиф как систематический признак не сыграла существенной роли в его выводах, так как большая часть представителей *Clavariaceae* имеет мономитическую гифальную систему и только серия родов, близких к *Pterula* Fr. — димитическую. Некоторые виды *Ramaria* S. F. Gray em. Donk и один из видов *Lachnocladium* Lev. em. Corner также относятся к числу димитических, но все остальные признаки настолько ясно говорят об их близости к вышеуказанным родам, что Корнер совершенно справедливо не выделил их в особые таксоны. В ряде других случаев анатомо-морфологические особенности позволили Корнеру провести тщательное разграничение видов по родам с выделением многих новых родовых единиц, однако границы семейства не были установлены с такой же точностью. Монография *Clavariaceae* явилась наиболее ярким примером анатомо-морфологической классификации. Корнер описал здесь 27 родов, из которых 9 установлены им самим, а также большое число новых подродов, видов и внутривидовых единиц. При родовой классификации использовались форма плодовых тел, способы ветвления, а также ми-

кроскопические признаки — форма и окраска спор, наличие или отсутствие цистид, глеоцистид, дихофиз и щетинок, форма цистид, тип гифальной системы, окраска скелетных гиф и наличие или отсутствие пряжек на генеративных гифах. Сочетание всех этих признаков послужило основой родовой таксономии в данной книге.

Теоретическое значение имеют также другие работы Корнера (1948, 1953) и статья Канингема (1954). В работе Корнера (1948), посвященной *Asterodon* Pat., подробно описывается анатомия этого интересного гриба, а также вопросы формообразования, которые здесь рассматриваться не будут. В двух других работах Корнера и Канингема даются подробные описания понятия «гифальные системы», а также указываются пути использования их как таксономического критерия.

Остальные авторы, использовавшие этот признак в своих работах, как правило, ограничиваются констатацией гифальных систем у изучаемых ими грибов и лишь немногие из них делают определенные таксономические выводы. Например, Котлаба и Поузар (1957) и каждый из них в отдельности в более поздних работах выделяют ряд новых монотипных родов на основании различий в гифальных системах.

Констатируя наличие той или иной гифальной системы или даже делая таксономические выводы, все вышеперечисленные исследователи тем не менее не связывали этот признак с другими, прежде всего, с консистенцией ткани и не пытались обосновать его таксономическую ценность с эволюционной точки зрения. Даже в тех случаях, когда консистенция ткани описывалась, вопросы анатомии и морфологии оставались не связанными с образом жизни гриба, с его экологией. Попытка выявления такой связи и явилась темой настоящей работы.

От анатомического строения плодовых тел зависит консистенция их ткани, т. е. ее пробковость, деревянистость, кожистость и т. д. Для того чтобы проследить зависимость консистенции ткани от анатомического строения, рассмотрим различные типы гифальных систем в порядке возрастающей сложности.

М о н о м и т и ч е с к а я с и с т е м а. Плодовое тело состоит только из генеративных гиф. Это тонкостенные гифы неограниченного роста, ветвящиеся, с пряжками или анастомозирующими гифами. Плодовые тела, состоящие из тонкостенных, рыхло расположенных гиф, имеют мягкую консистенцию, часто водянистую в свежем состоянии и хрупкую и ломкую в сухом. Эта система несомненно является наиболее древней по своему происхождению. Мономитические плодовые тела имеются во всех семействах порядка, но в более примитивных они составляют большинство. Плодовые тела с таким типом гифальной системы являются резупинатными, однолетними, развиваются на сильно разрушенном субстрате в условиях повышенной влажности. Здесь следует назвать большую часть представителей *Corticiaceae*. По данным американского миколога Слиша (1960), 91 изученный им вид рода *Peniophora* Cke. имеет мономитическую гифальную систему. Сюда же относятся виды родов *Phlebia* Fr., *Merulius* Fr., *Cristella* Pat., *Lindtneria* Pil., часть видов рода *Stereum* Pers. ex S. F. Gray s. l. — *S. sanguinolentum* (Fr.) Fr., *S. gausapatum* (Fr.) Fr., *S. rugosum* (Fr.) Fr. (Pouzar, 1959) и *S. sparassoides* (P. Henn.) Reid (1958). Сем. *Thelephoraceae* s. str. (роды: *Thelephora* Fr., *Tomentella* Pat., *Tomentellina* v. Hoehn. et Litsch., *Caldesiella* Sacc.) является целиком мономитическим. То же можно сказать и о сем. *Coniophoraceae*, представители которого развиваются в условиях повышенной влажности и относятся к числу сильных разрушителей древесины. Последнее обстоятельство исключает как необходимость, так и возможность длительного существования плодовых тел. При кратковременном же развитии потребность в прочных, устойчивых плодовых телах, имеющих сложно дифференцированные структуры, отпадает.

Мономитические плодовые тела с тонкостенными гифами характерны также для большей части сем. *Hydnaceae*.[1] Согласно исследованиям Рэгеба (1953), все виды родов *Grandinia* Fr., *Radulum* Fr., *Hydnellum* Karst., *Phellodon* Karst., *Hericium* Pers., *Hydnum* Fr., *Sarcodon* (Quel.) Karst., почти все виды родов *Odontia* Fr. и *Sarcodontia* S. Schulz. и один из видов *Mycoleptodon* Pat. имеют мономитическую гифальную систему. Описанный недавно Ридом (1958) новый вид *M. microcistidius* Reid также является мономитическим. Из сем. *Polyporaceae* такое анатомическое строение свойственно видам родов *Fibuloporia* Bond. et Sing. (рис. 1, *а*), *Ceriporia* Donk и некоторых других. Все вышеуказанные грибы имеют резупинат-

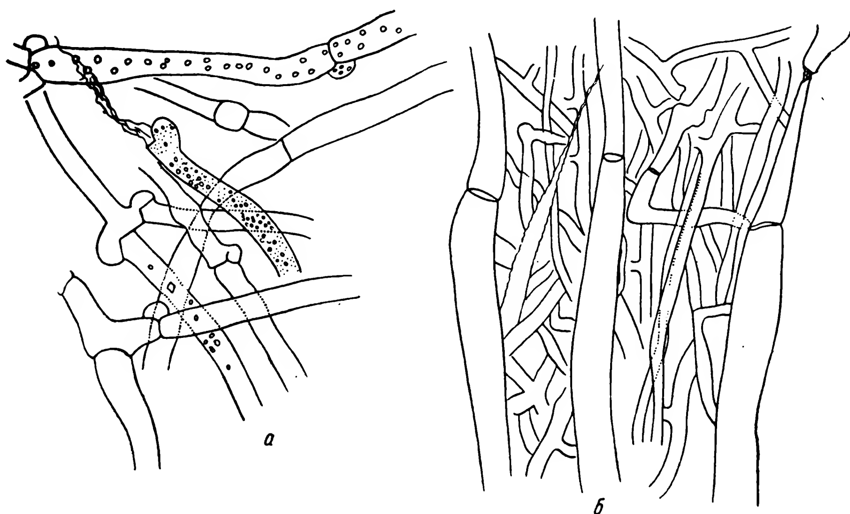


Рис. 1. Мономитическая гифальная система. (Увел. 500).

а — *Fibuloporia bombycina* (Fr.) Bond. et Sing. гифы трубочек; *б* — *Phaeolus schweinitzii* (Fr.). Pat. гифы трамы шляпки.

ные,[2] однолетние плодовые тела и развиваются, как уже упоминалось, на разрушенном субстрате в условиях повышенной влажности или сами являются сильными разрушителями древесины. Очевидно, достигнутый уровень развития обеспечивал выживание видов в данных условиях, поэтому их эволюция не пошла дальше.

Генеративные гифы в развитых плодовых телах ряда видов могут иметь утолщенные стенки. В этом случае зрелые плодовые тела более жесткие, а в высушенном состоянии — твердые, но ломкие, тем более, что утолщение стенок связано с потерей плодовым телом его водянистости и совпадает с процессом упорядочения в расположении гиф (т. е. с тенденцией к их параллельному расположению). Иллюстрацией плодовых тел с гифальными системами такого рода могут служить представители рода *Inonotus* Karst. У *I. hispidus* (Fr.) Karst., например, гифы с утолщенными окрашенными стенками располагаются пучками, пространства между которыми заполнены тонкостенными, рыхло расположенными гифами с непигментированными стенками. Такое строение обеспечивает способность плодовых тел накапливать большое количество влаги в свежем состоянии и сильно сжиматься при высыхании. По данным Зейделя (см. Бондарцев, 1953 : 341) одно плодовое тело этого гриба в свежем состоянии весило 5.1 кг, а в сухом

[1] Родовые названия для *Hydnaceae* даны в соответствии с системой, использованной в книге Т. Л. Николаевой (1961).

[2] Резупинатными мы называем плодовые тела, которые никогда не образуют отогнутых шляпок, в отличие от распростертых по субстрату, способных изменять свою форму в зависимости от условий обитания.

только 1.25 кг. Еще более заметная разница в весе наблюдалась нами у *Phaeolus schweinitzii* (Fr.) Pat. Многошляпочное плодовое тело его через 2 часа после сбора весило 1.55 кг, а после полного высыхания всего лишь 0.35 кг. Этот вид также характеризуется мономитической гифальной системой, с пучковым расположением гиф (рис. 1, *б*).

В старости плодовые тела такого типа становятся очень ломкими и иногда настолько твердыми, что при поверхностном сравнении напоминают виды с димитической гифальной системой. Твердость их обусловлена плотным параллельным расположением гиф (например, у многих напочвенных *Hydnaceae*), а также потерей воды, поэтому-то они, кроме того, ломкие. К такому типу относятся плодовые тела видов следующих родов: *Spongipellis* Pat., *Coltricia S.* F. Gray, *Antrodia* Karst., *Oxyporus* (Bourd. et Galz.) Donk em. Bond. et Sing., *Bjerkandera* (Fr.) Karst., *Hapalopilus nidulans* (Fr.) Karst., *H. croceus* (Fr.) Donk (*Polyporaceae*), *Polypilus giganteus* (Fr.) Donk (*Scutigeraceae*), *Boletopsis leucomelaena* (Fr.) Fayod (*Boletopsidaceae*), *Hericium* Pers. (*Hydnaceae*) и др. Плодовые тела некоторых напочвенных *Hydnaceae* — *Hydnellum* Karst., *Hydnum* Fr., *Phellodon* Karst. и *Sarcodon* Karst. — состоят только из тонкостенных гиф, однако эти гифы, как упоминалось, параллельно расположены и очень тесно сплетены, чем достигается довольно плотная структура. Кроме того, гифы ткани снабжены частыми перегородками и состоят, таким образом, из относительно коротких клеток, что повышает ее прочность. Мономитическую гифальную систему имеют также некоторые резупинатные роды: *Asterostroma* Mass., *Asterostromella* v. Hoehn. et Litsch. (Corner, 1948), *Poria* (Fr.) Karst. (*P. vulgaris* [Fr.] Cke.) и др.

Утолщение стенок генеративных гиф имеет несомненно приспособительное значение, обусловливая переход к мезофитному и отчасти ксерофитному образу жизни, обеспечивая бóльшую продолжительность существования и сохранность плодовых тел и, наконец, в большинстве случаев позволяя перейти от распростертой формы к шляпковидной и даже развивать шляпку с ножкой.

Такие возможности достигаются имеющей здесь место своеобразной имитацией димитической гифальной системы. Но это инадаптивная эволюция, не способная обеспечить длительное существование и тем более многолетнее развитие плодовых тел. Поэтому к этой группе относятся однолетние виды, в крайнем случае способные перезимовывать, но никак не многолетние. Единственное исключение составляют, пожалуй, *Podoporia vitrea* (Fr.) Donk и *P. nigrescens* (Bres.) Bond. Это резупинатные гигрофиты, у которых толстостенная гифовая структура явилась приспособлением к многолетнему (2—4-летнему) существованию. Интересно, что третий вид рода *Podoporia* — *P. sanguinolenta* (Fr.) Hoehn. и несколько проблематичный вид *P. expallescens* (Karst.) Donk, также относящиеся к категории резупинатных гигрофитов, но всегда однолетние, имеют только тонкостенные гифы.

Димитический и тримитический типы гифальных систем, как более совершенные, образовались позднее. Здесь эволюция происходила более медленно, но зато с бóльшим эффектом. Необходимо учитывать, что эволюция анатомической структуры шла по линии приспособления к условиям внешней среды и останавливалась на том этапе, на каком приспособительный аппарат оказывался достаточным для выживания вида. Поэтому по степени дифференциации гиф в плодовом теле мы не можем достаточно достоверно судить о древности какой-либо группы грибов, так как нельзя смешивать два понятия — древность структуры и древность той или иной филогенетической ветви. Это соображение подтверждается тем фактом, что мономитическая и димитическая системы встречаются во всех семействах порядка. В отношении тримитической гифальной системы вопрос стоит несколько иначе, о чем будет сказано в соответствующем месте.

Димитическая система. Плодовое тело состоит из гиф двух типов: генеративных и либо скелетных, либо связывающих.

Рассмотрим первый тип димитической системы — генеративные и скелетные гифы. Для скелетных гиф характерны, как правило, наличие утолщенных стенок, слабая способность к ветвлению, их развитие из генеративных гиф в точке роста, неограниченный рост. При этом у видов с гиалиновыми скелетными гифами на генеративных гифах имеются пряжки, тогда как при наличии окрашенных скелетных гиф пряжки отсутствуют. Толстостенность и отсутствие плазменного содержимого указывают на механическую функцию скелетных гиф в плодовом теле. Появляются они не сразу, а после некоторого периода роста и развития. Так как они начинают развиваться в зоне роста и имеют неограниченный рост, их всегда можно видеть в растущем крае. Тип эволюции, приведший к образованию скелетных гиф, носит адаптивный характер и более прогрессивен по сравнению с предыдущим. Плодовые тела с димитической гифальной системой со скелетными гифами должны быть многолетними и обладать деревянистой консистенцией. В самом деле, в процессе развития генеративные гифы в большой степени, а иногда и целиком замещаются скелетными и их можно обнаружить порой только в виде сморщенных обрывков на концах скелетных гиф. Последние располагаются более или менее параллельно, следовательно, пространства между скелетными гифами нет или почти нет. Плодовое тело приобретает при таких условиях деревянистую, прочную консистенцию и может противостоять разрушительному действию факторов внешней среды — смене времен года, нападению насекомых и т. д., а следовательно, способно к длительному, многолетнему развитию. Плодовые тела с таким типом гифальной системы действительно принадлежат к числу многолетних. Эти виды грибов, как правило, развиваются на живых деревьях и, как это в большинстве случаев имеет место у трутовиков, способны продолжать свое развитие и на упавших и сухостойных стволах и пнях. Хорошим подтверждением вышесказанному служат виды рода *Phellinus* Quel., плодовые тела которых имеют димитический тип гифальной системы со скелетными гифами, более или менее параллельно расположенными. К этому же типу относятся плодовые тела родов *Amyloporia* Bond. et Sing., *Fomitopsis* Karst. (рис. 2, *а*), *Coriolellus* Murr., *Aporpium* (Bond. et Sing.) Bond. em. Teix. et Rog. (рис. 2, *б*), *Asterodon* Pat., *Sclerodon* Karst., *Auriscalpium* Karst., большая часть видов р. *Stereum* Pers. ex S. F. Gray и др. Некоторые различия в консистенции ткани зависят от процента скелетных гиф, содержащихся в плодовом теле. Молодые плодовые тела у всех родов значительно более мягкие, чем в зрелом возрасте, так как на ранних этапах развития преобладают генеративные гифы, а скелетные вначале не имеют

Рис. 2. Димитическая гифальная система. (Увел. 500).

а — *Fomitopsis rosea* (Fr.) Karst. гифы трамы шляпки: *1* — скелетные, *2* — генеративные; *б* — *Aporpium caryae* (Schw.) Teix. et Rog. гифы трамы: *1* — скелетные, *2* — генеративные.

такого компактного расположения, которое они приобретают впоследствии.

Относительно того, что многолетние виды начинают свое развитие обычно на живых деревьях, можно привести соображение, не имеющее прямого отношения к гифальным системам. Каждый род и вид гриба имеет определенный тип питания. На мертвом субстрате одни и те же химические вещества и структуры, используемые грибом, не могут долго сохраняться, так как на разложение мертвой древесины, а следовательно, и на изменение ее химического и структурного состава, влияет большое количество причин, — действие бактерий, других грибов, насекомых и т. д. Деятельность самого гриба также изменяет качество субстрата, но если живое дерево как-то борется с этим и способно к частичной регенерации, то при развитии на отмершей древесине это исключено. Таким образом, здесь условия жизни гриба, обладающего более или менее специализированным питанием, быстро изменяются и длительное, многолетнее развитие его просто невозможно. В живом же дереве, особенно если гриб не очень активен, в течение многих лет, а иногда десятилетий сохраняются одни и те же условия.

Итак, для многолетних деревянистых плодовых тел наиболее целесообразным оказывается димитический тип гифальной системы со скелетными гифами. Что же касается плодовых тел тех родов, которые с самого начала развиваются на мертвой древесине, то они также подтверждают это соображение. Они появляются на слабо разрушенной древесине, как например виды *Amyloporia*, *Coriolellus*, *Aporpium* или, наоборот, на очень трухлявой, как *Asterodon*. Развитие грибов продолжается до тех пор, пока субстрат, как под влиянием самого гриба, так и других причин, не достигнет такой степени разрушения, при которой развитие данного вида становится невозможным. Это продолжается обычно 2—3 года, иногда больше. Как известно, существование плодовых тел указанных грибов не превышает этих сроков. Кроме того, тип гифальной системы имеет значение не только в связи с субстратом, но и с другим важнейшим фактором в жизни грибов — влажностью. Об этом будет сказано ниже.

Другой, значительно более редкий тип гифальной системы димитического уровня — генеративные и связывающие гифы. Плодовые тела с таким типом гифальной системы долгое время остаются мономитическими, т. е. состоят только из генеративных, рыхло расположенных гиф, зачастую с большим диаметром, способных к набуханию, поэтому шляпки часто водянистые. Затем появляются связывающие гифы.

По определению Корнера, который ввел в науку понятие связывающих гиф, — это гифы ограниченного роста, развивающиеся позади зоны роста, узкие, густо разветвленные, тонкостенные или чаще с утолщенными стенками. Как показывает название, это гифы, исполняют в плодовых телах механическую функцию, они придают гибкость, обусловливая в то же время и бóльшую прочность. Свежие плодовые тела видов, имеющих эту систему, обладают вязкой или кожисто-вязкой консистенцией, в зрелом возрасте, когда связывающие гифы почти целиком замещают генеративные, они делаются пробковыми или волокнистыми, с трудом поддаются разрыву и не становятся хрупкими. При высыхании, когда вода полностью удаляется из этих плодовых тел, они довольно сильно твердеют, но не в такой степени, как те, которые имеют в своем составе скелетные гифы, а представляют собой нечто среднее между мономитическими плодовыми телами с утолщенными стенками гиф и димитическими со скелетными гифами, приближаясь по консистенции все же к первым. Такой тип гифальной системы имеют широко распространенные у нас грибы *Laetiporus sulphureus* (Fr.) Bond. et Sing., *Polyporus squamosus* Fr., *Piptoporus betulinus* (Fr.) Karst. Сюда же относится один из видов р. *Hapalopilus* — *H. fibrillosus* (Karst.) Bond. et Sing., встречающийся значительно реже. Это тоже инадаптивная структура, так как она не способна обеспечить длительное сохранение плодового тела. Сюда относятся однолетние виды грибов, при-

чем ввиду сравнительной рыхлости плодовых тел они скоро становятся жертвами насекомых. Однако известная гибкость и вязкость консистенции позволяет развивать крупные шляпки разнообразной формы, что и наблюдается в действительности.

Таким образом, первый тип димитической гифальной системы (со скелетными гифами) имеет значительно бо́льшие приспособительные возможности, чем второй (со связывающими гифами).

Тримитическая система. Плодовые тела состоят из гиф трех типов: скелетных, связывающих и генеративных. Генеративные гифы, как и в предыдущих случаях, составляют все плодовое тело на первых этапах его развития. Затем появляются связывающие гифы, которые наряду со скелетными могут в конце концов совершенно вытеснить генеративные. Пока в плодовом теле преобладают генеративные гифы, оно имеет довольно рыхлую, мягкую структуру, так как им свойственно рыхлое расположение. В процессе же развития других, более совершенных типов генеративные гифы занимают все меньшее место в плодовом теле, и его консистенция меняется. Скелетные гифы обусловливают твердость плодового тела, а связывающие, которые рыхло расположены между пучками скелетных гиф, — его гибкость, кожистость его структуры. Таким образом, плодовые тела с тримитической гифальной системой должны обладать деревянисто-кожистой консистенцией, причем в зависимости от превалирования той или иной структуры будет меняться консистенция ткани. Если основную массу в плодовом теле составляют скелетные гифы, их расположение будет более или менее параллельным, без больших промежутков между пучками гиф, следовательно, консистенция ткани окажется деревянистой. Это хорошо иллюстрируется примером таких видов, как *Ganoderma applanatum* (Pers. ex Wallr.) Pat., *Fomes fomentarius* (Fr.) Kickx, *Trametes suaveolens* (Fr.) Fr., *Fomitopsis officinalis* (Vill. ex Fr.) Bond. et Sing. и др. В плодовых телах *Pycnoporus cinnabarinus* (Fr.) Karst. гифальная система также тримитического типа, причем количество связывающих гиф невелико. Однако консистенция ткани у этого вида более «слабая», чем, скажем, у *Ganoderma applanatum*. Это объясняется тем, что скелетные гифы поздно и не всегда становятся толстостенными и, хотя имеют параллельное расположение, но не достигают такой компактности, как в плодовом теле *G. applanatum*.

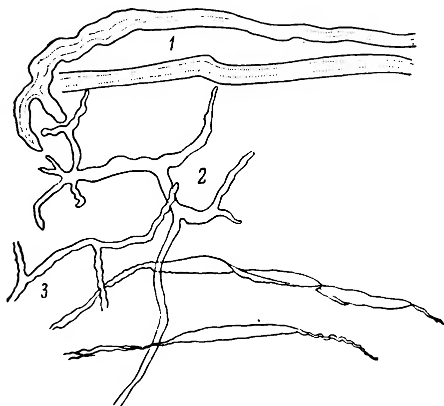


Рис. 3. Тримитическая гифальная система. (Увел. 500).

Funalia trogii (Berk.) Bond. et Sing. гифы трамы шляпки: *1* — скелетные, *2* — связывающие, *3* — генеративные.

Более или менее пропорциональное развитие скелетных и связывающих гиф обусловливает развитие плотных, эластичных, пробковых или пробково-кожистых плодовых тел. Здесь можно указать виды таких родов, как *Lenzites* Fr. sensu Karst., *Daedalea* Pers. ex Fr. sensu Donk, *Daedaleopsis* Schroet., *Funalia* Pat. (рис. 3), а также *Osmoporus protractus* (Fr.) Sing. и *Pseudotrametes gibbosa* (Fr.) Bond. и некоторые другие. При наличии большого количества связывающих гиф скелетные гифы располагаются обыкновенно пучками, пространства между которыми заполняются связывающими гифами. Такое строение обеспечивает прочность плодового тела, которая достигается наличием скелетных гиф, и в то же время его гибкость, что в общей сложности дает кожистую или волокнисто-кожистую консистенцию. Плодовые тела с тримитической гифальной системой никогда не будут

такими хрупкими и ломкими, как плодовые тела мономитического строения. Именно такой гифальной системой с большим количеством связывающих гиф обладают плодовые тела видов р. *Coriolus* Quel., *Cerrena unicolor* (Fr.) Murr. и др.

Тримитическая гифальная система безусловно наиболее прогрессивная, так как она обеспечивает возможность многолетнего существования плодового тела и наряду с этим открывает большие возможности приспособления к окружающим условиям. Виды с тримитической гифальной системой, как правило, развиваются на не очень разрушенной древесине, но довольно часто в таких условиях, где требуется известная упругость, прочность плодового тела, обеспечивающие сохранение его на срок, достаточный для созревания и споруляции. Виды с тримитическим строением ткани часто развиваются на пнях, валежных и сухостойных стволах, на валежных мало разрушенных ветвях. Следует еще отметить, что виды грибов из этой группы принадлежат к числу зимующих или многолетних, но никогда не бывают однолетними.

Резюмируя вышесказанное, отметим, что по консистенции плодового тела можно с большой степенью вероятности определить, какая у него гифальная система.

Наконец, необходимо остановиться еще хотя бы в двух словах на связи между консистенцией ткани, а следовательно и анатомическим строением, и образом жизни гриба. Выше говорилось о зависимости анатомического строения от субстрата и отчасти от продолжительности жизни плодовых тел. Еще одним важнейшим фактором, влияющим на структуру ткани, является влажность. Если оценить отношение к влажности всех вышеперечисленных грибов с известной гифальной системой, а также многих других, о которых здесь не упоминалось, то окажется, что виды грибов, развивающихся в условиях повышенной влажности, имеют мономитическую гифальную систему с тонкостенными гифами, а в ксерофитных условиях — тримитическую и изредка мономитическую с толстостенными гифами. Грибы же на живых деревьях в условиях константной, умеренной влажности большей частью имеют димитическую гифальную систему со скелетными гифами (*Phellinus*). В тех случаях, когда развитие плодовых тел связано с потреблением большого количества влаги, они либо до конца остаются мономитическими (*Inonotus*), либо начинают развивать гифы второго порядка только после того, как плодовое тело достигнет максимального размера (*Laetiporus*, *Piptoporus*). Плодовые тела, растущие на земле, но отличающиеся постоянством в требовании влаги, могут быть мономитическими или димитическими, в зависимости от экологии и продолжительности жизни. Мезофиты на валеже могут быть мономитическими с толстостенными гифами или димитическими.

Приспособительная сущность анатомического строения плодовых тел ярко проявляется, когда близкие по многим признакам виды, явно относящиеся к одному роду, имеют различные гифальные системы. Например, из трех видов рода *Hirschioporus* Donk два, характеризующиеся распростертыми или распростерто-отогнутыми плодовыми телами, имеют димитическую гифальную систему и только один вид — *H. pergamenus* (Fr.) Bond. et Sing., образующий крупные, широко отогнутые шляпки — тримитическую. *Gloeophyllum trabeum* (Fr.) Murr. является единственным видом этого рода, который имеет димитическую, а не тримитическую гифальную систему.

Итак, анатомическое строение плодовых тел афиллофоровых грибов связано с субстратом, отношением к влажности, продолжительностью жизни и формой плодовых тел, причем анатомическое строение обусловливает определенную консистенцию ткани. Связь между тримитической гифальной системой и приспособлением к ксерофитным условиям жизни достаточно очевидна. Появление этой самой сложной и в то же время самой гибкой в экологическом отношении системы знаменует собой этап

дальнейшего завоевания различных условий существования, приспособления к более широкому их диапазону. Этот факт в свою очередь показывает жизнеспособность, филогенетическую молодость той или иной группы, а также новую ступень эволюции, на которую она поднялась. Об этом говорит отсутствие тримитических форм в дополипороидных семействах. Структура напочвенных форм *Clavariaceae* и *Hydnaceae* не поднимается выше димитической, что же касается резупинатных форм во всех семействах, то, видимо, соответствующие формообразовательные процессы также не требуют слишком большого усложнения структуры.

Широкий круг условий, к которым приспособлены представители сем. *Polyporaceae*, определил наиболее высокую степень дифференциации гиф, составляющих их плодовые тела, наибольшую степень их морфологического разнообразия. В то же время широта приспособительных возможностей служит показателем совершенства в эволюционном отношении. Таким образом, появление тримитической гифальной системы в сем. *Polyporaceae* показывает, что это семейство стоит выше других в отношении биологического прогресса, но сам по себе характер гифальной системы еще далеко не исчерпывает этого прогресса, это один из показателей последнего.

Систематики, занимающиеся изучением гифальных систем, большое значение придают наличию или отсутствию пряжек на генеративных гифах, как систематическому признаку. Этот вопрос требует специального изучения, поэтому мы не останавливаемся на нем здесь, но отметим только, что пряжки, по-видимому, распространены значительно шире, чем принято было думать до сих пор. В 1957 г. пряжки впервые были обнаружены в плодовых телах широко распространенного и хорошо известного вида *Ganoderma applanatum* (Kotlaba a. Pouzar, 1957); нами были найдены пряжки у всех видов рода *Podoporia*, хотя до сих пор они не были здесь отмечены. Ролл-Хансен (Roll-Hansen, 1940) указывал, что наблюдал пряжки у *Fomitopsis annosa* (Fr.) Karst. Нами замечены редкие пряжки у другого вида этого рода — *F. rosea* (Fr.) Karst. Пармасто (1959а, 1959б) сообщает о нахождении редких пряжек у нескольких видов рода *Chaetoporus* Karst. — *Ch. pseudozilingianus* Parm., *Ch. corticola* (Fr.) Bond. et Sing. и *Ch. radulus* (Fr.) Bond. et Sing. На молодом экземпляре последнего вида, собранном нами в Ленинградской области, были обнаружены даже не редкие, а многочисленные, отчетливо заметные пряжки.

Выводы

1. Появление различных анатомических структур — гифальных систем — обусловлено приспособлением организмов к условиям окружающей среды.

2. На консистенцию ткани плодовых тел, а следовательно на их анатомическую структуру, влияют субстрат, влажность, продолжительность жизни и формообразующие факторы.

3. Если предположить, что формирование новых видов происходило путем расхождения признаков, что, по всей вероятности, имело место в действительности, близко родственные организмы должны иметь гифальные системы одного типа. Иначе говоря, тип гифальной системы в большинстве случаев может служить хорошим родовым признаком. Однако далеко не исключено, что в ряде случаев расхождение других признаков зашло настолько далеко, что виды, имеющие общих далеких предков, в настоящий момент нельзя относить к одному роду. В то же время гифальная система как элемент приспособительной эволюции могла остаться без изменения. В этой же связи следует учитывать и другую возможность: приспособление к условиям внешней среды могло вызвать изменение гифальной системы, тогда как другие признаки с очевидностью говорят о принадлежности видов к одному роду. В этих случаях тип гифальной системы может быть либо надродовым, либо внутриродовым признаком.

Таким образом, тип гифальной системы является хорошим подсобным признаком в родовой таксономии, но не более. Поэтому, учитывая этот признак, все же нельзя брать его за основу.

4. Гифальная система плодового тела действительно является элементом приспособительной эволюции. Доказательства: 1) связь консистенции плодовых тел, а следовательно их анатомического строения с образом жизни вида, 2) ограниченность набора гифальных систем. Общность их у родов, которые по всем другим признакам далеко отстоят друг от друга, но в то же время имеют одинаковые или близкие экологические характеристики.

5. Гифальные системы, так же как зависящие от них консистенция и структура ткани, являются, как уже сказано, элементом приспособительной эволюции. Это означает, что анатомическая структура имеет значение как признак, дающий ключ к пониманию жизненных форм, а не основной (восходящей) линии эволюции. Таким образом, это еще один аргумент в пользу того, что гифальные системы плодовых тел не могут рассматриваться как один из основных признаков при выработке филогенетической системы. Это элемент частной, а не общей эволюции.

6. Одним из ключей, причем очень важным, к пониманию филогении группы является выяснение вопроса о конвергенции и жизненных формах грибов. Конвергенция широко распространена у гименомицетов и часто затемняет истинные связи между отдельными видами, родами и даже группами более высокого ранга. Если к этому добавить, что признаки приспособительной эволюции, к числу которых, кроме гифальных систем, относится, по-видимому, строение гименофора и некоторые другие морфологические особенности, гораздо более бросаются в глаза, чем признаки, дающие возможность понять истинные генетические связи, становится ясным, насколько сложен и запутан вопрос о происхождении и филогенетическом развитии грибов этого порядка.

ЛИТЕРАТУРА

Бондарцев А. С. (1953). Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа. — Бондарцева М. А. (1961). Критический обзор новейших систем семейства *Polyporaceae*. Бот. журн., 4 : 587—593. — Николаева Т. Л. (1961). Ежовиковые грибы. Флора спор. раст., VI. — Пармасто Э. Х. (1959а). Трутовые грибы Эстонской ССР. Тр. Бот. инст. АН СССР. Споров. раст., сер. II, 12 : 213—273. — Пармасто Э. Х. (1959б). Новый вид рода *Chaetoporus* (сем. *Polyporaceae*). Изв. АН ЭССР, VIII, 2 : 113—117. — Corner E. J. H. (1948). *Asterodon* — a clue to the morphology of fungus fruit-bodies: with notes on *Asterostroma* and *Asterostromella*. Trans. Brit. Mycol. Soc., 31, III—IV : 234—245. — Corner E. J. H. (1950). A monograph of *Clavaria* and allied genera. Ann. Bot. Mem. — Corner E. J. H. (1953). The construction of polypores. Phytomorph., III : 153—167. — Cunningham G. H. (1947). New Zealand *Polyporaceae*. I. The genus *Poria*. New Zealand Dept. Sci. Ind. Research Pl. Dis. Bull., 72. — Cunningham G. H. (1954). Hyphal systems as aids in identification of species and genera of the *Polyporaceae*. Trans. Brit. Mycol. Soc., 37, I : 44—50. — Gilbertson R. L. (1961a). *Polyporaceae* of the Western United States and Canada. I. *Trametes* Fr. Northw. Sci., 35, I : 1—20. — Gilbertson R. L. (1961б). Notes on western *Polypores*. Pap. Mich. Ac. Sci., Arts, Let., XLVI : 209—213. — Hansen L. (1958). On the anatomy of the Danish species of *Ganoderma*. Saertr. Bot. Tidsskr., 54 : 333—352. — Hansen L. (1960). Lindtneria trachyspora a poriate corticiaceous fungus with coronate spores. Saertr. Bot. Tidsskr., 55 : 277—281. — Kotlaba F. a. Z. Pouzar. (1957). Poznamky k tříděni evropských chorošů. Česka mycol., XI, 3 : 152—170. — Kotlaba F. a. Z. Pouzar. (1958). Nové nebo málo známé choroše pro Československo. III. Česka mycol., 12 : 95—104. — Pilát. (1958). A. Nový druh rodu *Baratellopsis* Konr. et Maubl. v Čechach: *Ceratellopsis kubičkae* sp. n. Česka mycol., XII, 4 : 215—217. — Pouzar Z. (1958). *Stereum sulcatum* Burt in Peck, nový a vzáchý pevnik československé. Česka mycol., XII, 1 : 26—30. — Pouzar Z. (1959). Nové rody vyšších hub. III. Česka mycol., XIII, 1 : 10—19. — Ragab M. A. (1953). Taxonomyc studies in the *Hydnaceae* with reference to their hyphal systems. Mycol., XLV, 6 : 941—946. — Reid D. A. (1958). New or interesting records of British *Hymenomycetes*. II. Trans. Brit. Mycol. Soc., 41, 4 : 419—444. — Reid D. A., K. S. Thind a. K. L. Adlakha. (1958). The *Thelephoraceae* of the Mussoorie Hills. (India). II. Trans. Brit. Mycol. Soc., 41, 1 : 129—134. — Reid D. A., K. S. Thind a. M. S. Chatrach. (1959). The *Polyporaceae* of the Mussoorie Hills (India). IV. Trans. Brit. Mycol. Soc.,

42, 1 : 40—44. — Roll-Hansen F. (1940). Undersøkelser over *Polyporus annosus* Fr., saerlig med henblikk på dens forekomst i Det sønnafjelske Norge. Med. Norske Skogfors., 24 (VII, 1). — Slysh A. R. (1960). The genus *Peniophora* in New York State and adjacent regions.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

ON THE ANATOMICAL CRITERION IN THE TAXONOMY OF *APHYLLOPHORALES*

By M. A. Bondartzeva

SUMMARY

The adequacy of the anatomical criterion for the taxonomy of *Aphyllophorales* is discussed. Three types of hyphal systems (according to Corner) are described. It was proved that the type of the hyphal system is an element of the adaptive evolution. The evidence in favour of this view is afforded by the following facts: (1) the relationship between the consistence of the trama of sporophores, consequently, their anatomical structure, and the mode of life of the species; the dependence of the consistence of trama on the substratum, longevity, moisture and morphogenetic factors; (2) the lomited number of types of hyphal systems, the occurence of identical systems in some genera widely differing with respect to the other characters; the occurrence of both the monomytic and the dimytic hyphal systems in the representatives of all the families of the order *Aphyllophorales*.

The trimitic hyphal system appears for the first time only in *Polyporaceae*, the family more advanced in its biological progress, its represantatives being capable of adaptation to a wider range of environmental conditions, as compared to the primitive families.

The type of the hyphal system was proved to be in general a good generic recognition character, but sometimes it may be a supergeneric or an intra-generic character.

В ПОМОЩЬ НАРОДНОМУ ХОЗЯЙСТВУ СССР

Э. И. Адамович

РЕГЕНЕРАЦИЯ ПРОБКИ НА СТВОЛАХ РАСТУЩИХ БЕРЕЗ

С 5 рисунками

(Получено 23 X 1961)

Наружный пробковый слой березовой коры, обычно называемый берестой, представляет собой сырье, ценное для лесохимии, которое заготовляется и перерабатывается ежегодно в большом количестве. Но опасения, что после снятия бересты со ствола деревья будут отмирать, а древесина портиться, обесцениваться, заставили ввести резко ограничительные правила для заготовки бересты с растущих деревьев. Например, в действующих ныне правилах указывается, что снятие бересты с растущих деревьев разрешается производить только на площадях, отводимых под рубку в текущем году, при этом заготовка бересты с высококачественных деревьев запрещается во всех случаях. А между тем, по нашим наблюдениям, именно худшие деревья как деревья более слабые, а не лучшие, больше всего страдают от заготовки бересты. Дело в том, что сведения о процессах, которые происходят в живых деревьях после снятия бересты со ствола, и о процессах ее восстановления весьма скудны. Первое и, можно сказать, последнее наблюдение за процессами восстановления пробковой ткани у берез произвел К. Э. Мерклин (1864). Он пришел к выводу, что береста на стволах берез может восстанавливаться. Других вопросов, связанных с заготовкой бересты, ему осветить не удалось. Поэтому наши исследования, результаты которых вкратце сообщаются в этой статье, являются пока почти единственными.

В результате обследования берестозаготовительных участков в лесах Пермской области нами было установлено, что после снятия бересты отмирают главным образом тонкомерные деревья, которые вместе с тем имеют и сравнительно тонкую кору. Среди толстомерных деревьев нам не пришлось видеть ни одного совершенно отмершего, но отдельные деревья с открытыми ранами мы наблюдали. Последние относились обычно к деревьям, произрастающим на свободе, т. е. доступным для прямых солнечных лучей и ветра.

Измерение толщины коры у многих деревьев разного возраста в разных условиях роста показало, что толщина коры имеет прямую связь главным образом с диаметром ствола и в очень незначительной степени с возрастом и условиями произрастания. В связи с этим отбор деревьев для опыта был произведен лишь с учетом различий по диаметру ствола на высоте груди. Иные признаки и условия произрастания во внимание не принимались.

Для опыта было отобрано 60 деревьев березы бородавчатой с диаметрами на высоте груди в 6, 10, 16, 20, 32 и 38 см, по 10 деревьев в каждой группе.

14 июня береста была снята с этих деревьев с целью наблюдения за последствиями данной операции. Снятие бересты производилось обычным способом. На каждом дереве на высоте груди делался кольцевой разрез бересты (вокруг ствола) и выше его (по стволу) второй кольцевой разрез. Оба кольцевых разреза, находящиеся друг от друга на расстоянии 1 м, сое-

динялись продольным разрезом, после чего береста легко снималась со ствола в виде однометровой разрезанной вдоль трубки.

Наблюдения за подопытными деревьями велись на протяжении 10 лет. В первое лето деревья осматривались несколько раз, в последующие годы — один раз каждое лето. При осмотре отмечались внешние изменения, которые произошли за истекший период на обнаженной от бересты живой коре, и делались соответствующие записи. Для выявления внутренних изменений вырезались маленькие участки коры (2×2 см) у отдельных наиболее характерных деревьев с целью исследования под микроскопом. Раны — места выреза коры — тотчас же замазывались смолой.

Сначала опишем внешние изменения коры, которые происходили у подопытных деревьев после снятия бересты. В результате снятия бересты обнажается наружная сторона слоя живой коры. Она гладкая (имеются только поперечные штрихи — следы чечевичек) и имеет светло-бурую окраску (рис. 1). С течением времени обнаженная кора становится темно-бурой, почти черной и растрескивается. Появление трещин в коре связано с ее высыханием. В зависимости от климатических условий и интенсивности освещения солнцем открытая кора начинает давать трещины через 1—4 недели после снятия бересты. Чем теплее и суше наружный воздух, тем раньше появляются трещины. На второй год трещины становятся более широкими и число их увеличивается. Они рассекают кору на отдельные маленькие пластинки, почти квадратной формы (рис. 2). Срок наступления дальнейших изменений коры зависит от глубины трещин и от быстроты роста дерева в толщину. Это объясняется тем, что глубина трещин обычно бывает равна толщине отмершего слоя коры. Если кора отмерла на большую глубину, то новая ткань, образовавшаяся под трещиной в живой коре, выйдет на поверхность ствола позже, чем при отмирании тонкого слоя коры.

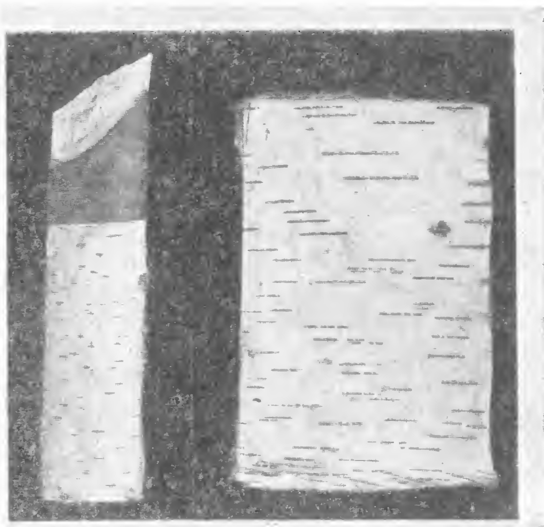


Рис. 1. Нормальная береста березы бородавчатой.

Слева — в возрасте 10 лет; *справа* — в возрасте 30 лет.

В зависимости от указанных условий на 4—6-й год на дне широких трещин можно увидеть новую темно-серую ткань — раневую пробку. С этого времени сухие чешуи отмершего слоя коры начинают постепенно отпадать, а находящаяся под ним раневая береста выходит наружу, покрывая собой сплошь всю поверхность ствола, с которой была снята первая нормальная береста.

Вышедшая наружу раневая пробка имеет шершавую поверхность вследствие наличия в ней многочисленных групп каменистых клеток. С течением времени она меняет темно-серую окраску на серую, а при солнечном освещении становится светло-серой, почти белой (рис. 3).

Сколько бы ни прошло времени с момента выхода раневой пробки на свет, ее всегда можно отличить от нормальной по следующим признакам: 1) отсутствие характерных для нормальной бересты тиреобразных чече-

вичек (в раневой пробке они имеют вид маленьких точек); 2) шершавая поверхность. Кроме того, раневая пробка не шелушится и в ней сравнительно рано образуются трещины.

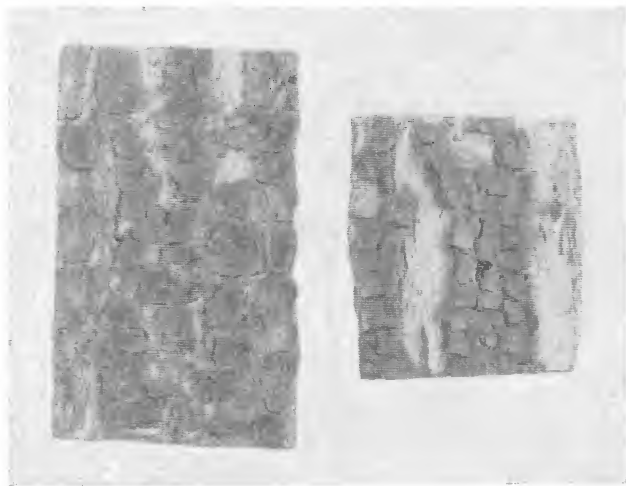


Рис. 2. Кора березы бородавчатой.

Слева — через пять лет; *справа* — через семь лет после снятия со ствола нормальной бересты. Размеры левого участка коры 12×20 см, правого — 11×14 см.

С момента снятия бересты до появления на поверхности ствола зрелой, чистой раневой пробки проходит от 8 до 15 лет. У деревьев, отличающихся

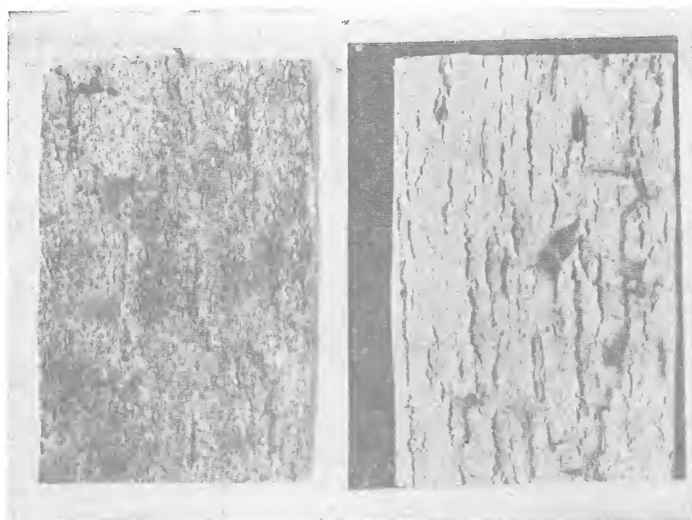


Рис. 3. Наружный вид многолетней, зрелой раневой бересты, вышедшей на поверхность ствола и очистившейся от мертвых участков коры.

Размеры участка раневой бересты 13×20 см.

быстрым ростом ствола в толщину, раневая пробка появляется раньше, чем у деревьев медленно растущих, угнетенных.

Если приготовить тонкие срезы образцов коры, представляющих различные фазы ее внешних изменений, и рассматривать их при помощи

лупы, то можно увидеть следующую картину внутренних изменений коры (рис. 4, *I—VI*).

I. Кора до снятия нормальной бересты: наружный слой — береста (*1*), под ней — срединная, первичная кора (*2*), ниже — внутренняя, вторичная кора (*3*), затем камбий и древесина (*4*).

II. Береста удалена. Наружным слоем теперь оказалась срединная первичная кора (*2*).

III. Приблизительно на середине толщины внутренней, вторичной коры образовалась новая полоска паренхимной ткани, представляющая собою новую, раневую срединную кору (*6*).

IV. В верхней половине полоски новой паренхимной ткани (*6*) появилась более светлая, очень узкая полоска — раневая пробковая ткань (*7*).

V. Высохший слой коры осыпается отдельными чешуями (*5*), под ним находится раневая пробка (*7*), далее — новая срединная кора (*6*), внутренняя кора (*3*) и древесина (*4*).

VI. Высохшая кора отпала полностью. На поверхность ствола вышла новая, раневая пробка — раневая береста (*7*), под ней находится новая срединная кора (*6*), далее — внутренняя кора (*3*) и древесина (*4*).

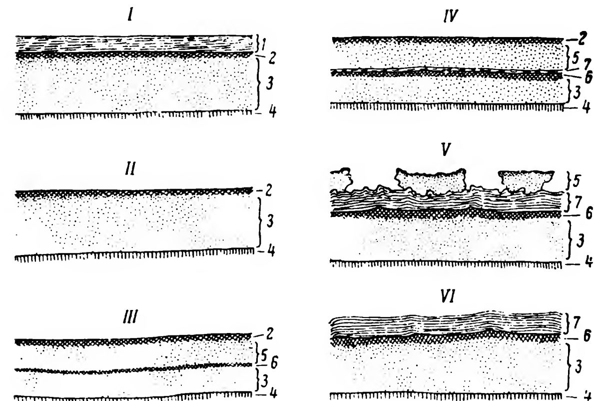


Рис. 4. Схема последовательных изменений в коре березы бородавчатой, происходящих в результате снятия нормальной бересты со ствола растущего дерева (показаны на поперечных срезах *I*, *II*, *III*, *IV*, *V* и *VI*).

1 — нормальная береста; *2* — срединная кора (первичная); *3* — внутренняя кора (вторичная); *4* — камбий и древесина; *5* — усыхающий верхний слой внутренней коры; *6* — новая срединная кора; *7* — новая, раневая пробковая ткань — раневая береста.

Микроскопические исследования показали следующие детали этих процессов. Примерно через неделю после снятия нормальной бересты на некоторой глубине во внутреннем слое коры замечаются местные булавовидные расширения сердцевинных лучей. Расширение лучей продолжается до тех пор, пока их булавовидные вздутия не сомкнутся между собой, образуя тем самым внутри коры узкий слой паренхимной ткани. Спустя 2—3 недели с наружной стороны этого нового слоя или под первыми его рядами паренхимных клеток обнаруживается еще один слой, состоящий из 2—3 рядов клеток пробковой ткани и одного ряда клеток феллогена.

На рис. 5 показаны изменения в анатомическом строении коры березы (на поперечном срезе) через 20 дней после снятия бересты с растущего дерева. Через середину коры проходит извилистая полоска новой паренхимной ткани (*4*), образовавшейся главным образом благодаря местным разрастаниям сердцевинных лучей. В верхней части ее находится такая же извилистая узкая полоска — пробковая ткань (*3*). Извилистость объясняется тем, что при своем развитии эти две ткани вынуждены обходить встречающиеся им на пути группы каменистых клеток (*8*). Разрастаясь, пробковый слой защемляет в своих извилинах каменистые клетки. Последние, сохраняясь в таком состоянии долгое время, делают поверхность раневой пробки шершавой. Таким же образом каменистые клетки могут вклиниваться в разрастающийся пробковый слой и снизу, а затем врастать в него. Вследствие этого можно встретить каменистые клетки и внутри слоя раневой пробки.

Как показали исследования, при описанном выше процессе залечивания деревом коровых ран, заготовка бересты не оказывает отрицательного влияния ни на жизнедеятельность дерева, ни на качество древесины ствола. Это вполне понятно, ибо под защитой раневой пробки жизнедеятельность внутренней части живой коры и камбиального слоя остается ненарушенной.

Однако не во всех случаях происходит такой нормальный процесс залечивания коровых ран и восстановления бересты. Это подтверждается и результатами описанного выше опыта, где были заболевшие и погибшие деревья. Последнее явление имеет место и на производственных берестозаготовительных участках, где наряду с деревьями с нормально заросшими ранами довольно часто встречаются экземпляры, у которых рана, хотя и закрыта раневой пробкой, но поверхность ее бороздят валики наплывов; иногда же на всей или на части поверхности раны пробковый слой отсутствует, а весь слой внутренней коры на таких местах высох и осыпается, обнажая древесину ствола. В результате этого снижается качество древесины (появляются валики наплывов, гниль или сухобочина) или дерево очень скоро гибнет (окольцевание).

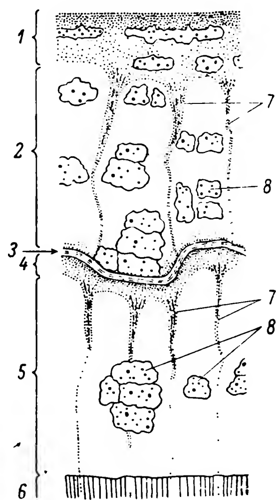


Рис. 5. Схема анатомического строения коры березы бородавчатой спустя 20 дней после удаления со ствола нормальной бересты (поперечный срез).

1 — старая высыхающая срединная кора (первичная); *2* — высыхающая наружная часть вторичной коры; *3* — новая, раневая пробковая ткань и феллоген; *4* — новая срединная кора; *5* — внутренняя жизнедеятельная часть коры; *6* — камбий и древесина; *7* — сердцевинные лучи; *8* — каменистые клетки.

Исследования как подопытных деревьев, так и многих «ободранных» деревьев на берестозаготовительных участках показали следующее. После снятия бересты заболевают и погибают в первую очередь тонкомерные деревья с диаметром ствола на высоте груди до 12—13 см. Деревья с диаметром ствола 13—16 см погибают редко, но заболевания в виде валиков-наплывов, а также гнили и сухобочины у этих деревьев распространены. Нужно сказать, что почти все погибшие и заболевшие деревья данной толщины были угнетенными (слабый прирост в толщину примерно в два раза ниже, чем у нормальных деревьев) или находились на месте, открытом для солнца и ветра (свободно стоящие деревья). У деревьев с диаметром 16—20 см, находившихся на открытом месте, встречались лишь валики наплывов, выступавшие из глубоких трещин засохшей коры. Таким образом, в условиях, способствующих ускорению высыхания коры, образуются обычно глубокие трещины, которые затем и вызывают появление наплыва в виде валика. Отмирание же отдельных участков или всей обнаженной коры до камбия имеет своим следствием сухобочину или смерть дерева.

Угнетенное состояние дерева отражается как на приросте ствола, так и на процессах образования раневой пробки, которые развиваются в этом случае очень медленно. А чем позже появится пробка, тем на большую глубину отомрет кора. У деревьев угнетенных, со слабым ростом, раневая пробка возникает в живой коре на большей глубине. Если при этом слой живой коры слишком тонкий, то пробка может не успеть образоваться до полного отмирания его. Поскольку высохшая кора не представляет защиты для камбия, то вслед за корой отмирает и камбий. В результате на этом месте ствола образуется открытая рана.

У более толстомерных деревьев встречаются только валики наплыва (наличие сухобочин и гибель деревьев не установлены), которые, как показало исследование, появляются благодаря глубоким разрезам внутренней коры, нанесенным ножом при снятии бересты.

Если разрез ножом или трещина проникают до камбия или на такую глубину коры, где оставшаяся часть ее, прикрывающая камбий, успеет высохнуть до образования раневой пробки, то такая рана начинает закрываться обычным наплывом. У деревьев с нормальным ростом она закрывается наплывом через 1—2 года, у медленно растущих через 4—5 лет. Чем медленнее зарастает рана, тем больше возможностей для загнивания. У медленно растущих деревьев под такими наплывами можно обнаружить процессы загнивания древесины. Деревья же с нормальным ростом почти никогда не имеют здесь гнили.

С каких же деревьев можно снимать бересту без заметного ущерба для них? С деревьев, у которых толщина всего живого слоя коры превышает толщину той части его, которая отмирает после снятия бересты.

В различных условиях (климатических и других) отмирание коры может происходить на разную толщину (глубину). В климатических условиях Среднего Предуралья, где велись эти исследования, живой слой коры отмирал к моменту появления раневой пробки: у свободно стоящих деревьев — до глубины 4—6 мм, у деревьев в древостое — до 2—4 мм. Если общая толщина слоя живой коры не превышала заметно этих величин — деревья страдали. В наших исследованиях нужную толщину коры (от 4 мм и больше) имели деревья с диаметром от 20 см и больше. Снятие бересты не вызывало у них заболевания, если при этом не было глубоких ножевых порезов коры.

ЛИТЕРАТУРА

Мерклин К. А. (1864). О восстановлении бересты на нашей березе. СПб. Ведомости, 5.

Пермский сельскохозяйственный
институт.

Г. И. Кособоков

ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ ОСВЕЩЕНИЯ НА РАЗВИТИЕ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ КУКУРУЗЫ

С 1 рисунком

(Получено 19 IX 1962)

Согласно теории стадийного развития растений, для прохождения стадий и формирования органов плодоношения необходим комплекс факторов, находящихся друг с другом в определенном соотношении. Так, известно, что на стадии яровизации решающую роль играют температурные условия, а на световой стадии — условия освещения. Следовательно, путем регулирования тех или иных факторов на соответствующих стадиях можно управлять ростом и развитием растения и отдельных органов. Например установлено (Шаин, Мотова, 1956; Кособоков, 1961а, 1961б), что при 10-часовом освещении в дневные часы (условно называемом «полдневным» освещением) можно ускорить развитие как мужского, так и женского соцветий кукурузы. Нами также показано, что растения кукурузы на разных этапах органогенеза неодинаково реагируют на то или иное освещение. Воздействие 10-часовым «полдневным» освещением с начала дифференциации междоузлий и узлов зачаточного стебля и формирования зачаточных точек роста боковых побегов (второй этап — по Куперман и Баранову, 1958) вызывает наиболее сильное ускорение развития метелки и початка, в то время как при 10-часовом освещении в утренние и вечерние часы растения кукурузы растут и развиваются плохо. Кратковременное воздействие утренне-вечерним освещением в первые 10—20 дней вызывает сильное увеличение листовой поверхности и быстрый рост растений.

В целях изучения влияния 10-часового освещения в течение 5 утренних и 5 вечерних часов в 1958—1962 гг. нами проводились многочисленные опыты, в которых растения имели этот режим освещения на различных этапах органогенеза.

Сперва, в течение 10, 20, 30, 40 и 50 дней, растения выращивались на 10-часовом дневном освещении (с 7 до 17 часов), а затем перемещались в условия утренне-вечернего освещения. При этом выяснилось, что на тех этапах развития, на которых дневное освещение вызывает ускорение выметывания и цветения метелки и початка, 10-часовое освещение в утренние и вечерние часы приводит к недоразвитию соцветий. Об этом свидетельствуют данные табл. 1.

Растения кукурузы сорта 'Воронежская 80', находившиеся в течение первых 10 дней при 10-часовом дневном освещении, затем в условиях 10-часового утренне-вечернего освещения 15 августа выбросили метелки и 22 августа зацвели. Растения этого же сорта, переведенные в условия утренне-вечернего освещения после 20 и 30 дней выращивания на дневном освещении (варианты 2 и 3), выбросили метелки значительно раньше растений первого варианта, но метелки их были значительно короче и стерильные. Аналогичная картина наблюдалась и у сорта 'Московская 3'. Растения, переведенне на утренне-вечернее освещение в более поздние сроки, в 40—50-дневном возрасте образовали нормальные метелки.

Нами был поставлен опыт, в котором растения переводились с полдневного на утренне-вечернее освещение, начиная со второго, третьего, четвертого и пятого этапов развития метелки (по Ф. М. Куперман). Ока-

ТАБЛИЦА 1

Влияние различного светового режима на развитие мужского соцветия кукурузы (посев 15 мая, всходы 20 мая)

Продолжительность воздействия (в днях)		Сроки выметывания и цветения метелок			
		сорт 'Воронежская 80'		сорт 'Московская 3'	
10-часовым дневным освещением	10-часовым утренне-вечерним освещением	выметывание	цветение	выметывание	цветение
10	80	15 VIII	22 VIII	—	—
20	70	26 VII	Стерильные	10 VIII	18 VIII
30	60	24 VII	»	30 VII	Стерильные
40	50	20 VII	28 VII	29 VII	1 VIII
50	40	15 VII	20 VII	26 VII	1 VIII

залось, что воздействие 10-часовым утренне-вечерним освещением в период формирования боковых ветвей метелки приводило к массовой мужской стерильности (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Влияние условий освещения на разных этапах органогенеза метелки на развитие генеративных органов кукурузы (всходы 20 мая)

Воздействие		Сорта					
		'Воронежская 80'			'Московская 3'		
		количество дней от появления всходов до цветения					
10-часовым дневным освещением	10-часовым утренне-вечерним освещением	метелка	верхний початок	нижний початок	метелка	верхний початок	нижний початок
До I этапа	С II этапа . .	73	89	—	75	86	89
До II этапа	С III этапа . .	Стерильная	83	—	Стерильная	78	82
До III этапа	С IV этапа . . .	»	Не цвел	82	»	Не цвел	83
До IV этапа	С V этапа . . .	65	» »	80	66	» »	81

Как указывает Ф. М. Куперман (1958, 1962), у растений скороспелых сортов, сформировавшихся в условиях относительно северных районов, первая стадия развития проходит очень быстро. Такие растения быстро закладывают все точки роста в пазухах зародышевых листьев (на втором этапе). В данном случае растения из-за несоответствия условий освещения их потребностям на II и на III этапах органогенеза не могут формировать нормальные мужские соцветия. Куперман отмечает, что чем благоприятнее условия для ростовых процессов на III этапе, тем больше формируется сегментов (члеников соцветия) и тем крупнее могут быть соцветия.

Перемещение растений кукурузы с 10-часового дневного на 10-часовое утренне-вечернее освещение в начале IV этапа органогенеза метелки приводило не только к мужской стерильности; при этом верхние початки не выбрасывали нити, т. е. не начинали цвести. Образовавшиеся нити прекращали свой рост и оставались внутри обвертки початка; на этом режиме освещения они не выходили наружу даже в течение 70—80 дней. Нижние початки (второй или третий, считая от верхнего) совершенно нормально выбрасывали нити.

Известно, что у растений кукурузы в природе, в нормальных условиях произрастания, быстрее развиваются и, в частности, выбрасывают нити (цветут) те початки, которые расположены в пазухах верхних листьев. В наших опытах у кукурузы сорта 'Московская 3' при нормальном освещении также быстрее всех развивался початок, расположенный в пазухе 8-го листа (считая снизу), у гибрида 'Буковинский 3' — початок в пазухе 8-9-го листа, у 'Осетинской белой зубовидной' — початок в пазухе 10 листа. Вслед за этими початками с некоторым запаздыванием развивались и початки в пазухах ниже расположенных (очередных) листьев. Совершенно так же развивались початки у растений кукурузы, получавших 10-часовое дневное освещение, с той лишь разницей, что при более продолжительном воздействии этого светового режима сокращается число листьев на стебле.

ТАБЛИЦА 3

Влияние условий освещения на последовательность развития разных початков кукурузы (посев 15 мая, всходы 20 мая)

Продолжительность воздействия (в днях)		Сорта			
		'Воронежская 80'		'Московская 3'	
		цветение початка			
10-часового дневного освещения	10-часового утренне-вечернего освещения	верхнего	нижнего	верхнего	нижнего
20	70	12 VIII	16 VIII	Не цвел	28 VIII
30	60	Не цвел	14 VIII	Не цвел	10 VIII
40	50	10 VIII	13 VIII	6 VIII	9 VIII
50	40	10 VIII	13 VIII	14 VIII	17 VIII

По-иному шло развитие початков при переводе растений кукурузы с 10-часового дневного на утренне-вечернее освещение той же длительности (затемнение в полуденные часы). У растений сортов 'Воронежская 80' и 'Московская 3', переведенных на утренне-вечернее освещение, начиная с IV и V этапов органогенеза верхние початки обычно не доразвивались и не цвели, в то время как початки в пазухах, расположенных ниже листьев, продолжали дальнейшее развитие (см. рисунок). Но нижние початки имели мелкие зерна, напоминающие по форме зерна рисовидной и перловой разновидностей кукурузы.

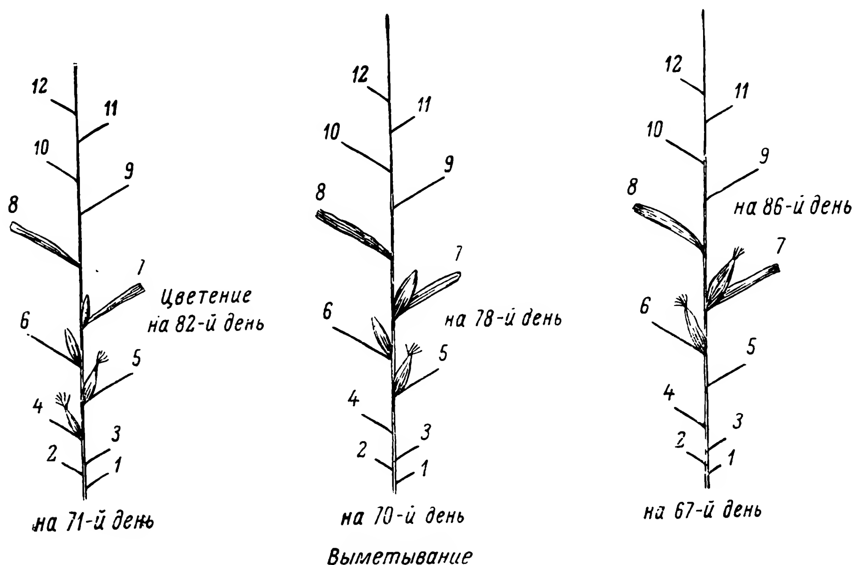
Подобные явления наблюдались также в опытах В. А. Новикова и З. Д. Баранниковой (1951) при переводе растений в момент формирования тетрад материнских клеток пыльцы в марлевые домики, т. е. в условия слабого освещения.

Что касается IV этапа, то Куперман отмечает, «если этот этап проходит слишком быстро или нет благоприятных условий для роста (недостаточная влагообеспеченность, бедность элементами питания, слишком высокие температуры), то число органов в соцветии резко сокращается и уже на этом этапе идет редукция части колосковых бугорков и зачаточных веточек соцветия». При благоприятных условиях, наоборот, закладываются мощные соцветия.

В опытах 1959 и 1960 гг. (табл. 3) растения кукурузы сорта 'Воронежская 80', находившиеся в течение первых 30 дней жизни на 10-часовом дневном освещении, после перевода их на 10-часовое утренне-вечернее освещение выбросили нити початков, расположенных в пазухе восьмого листа, считая снизу (первый початок сверху). Однако рыльца были короткими (всего 1—1.5 см длины) и малочисленными; на второй день после появления они начали засыхать. Спустя 10 дней появились нити початков в пазухе шестого снизу листа. Развитие же початка под седьмым листом прекратилось вовсе.

То же самое при подобном световом режиме происходило и с растением сорта 'Московская 3'. Початок, начавший развиваться в пазухе седьмого листа (считая снизу), выбросил несколько нитей, которые уже

на второй день стали засыхать; через 10 дней появились нити початка в пазухе пятого снизу листа, а початок в пазухе шестого листа так и не развился (см. рисунок). У растений варианта с дневным 10-часовым освещением в течение 40 дней и последующим переводом их на утренне-вечернее 10-часовое освещение появление нитей началось с нижних початков (кроме первых двух початков, расположенных под 8 и 7 листьями у 'Воронежской 80' и под 7 и 6 листьями у 'Московской 3'). Аналогичная картина наблюдалась также и в варианте, где растения переводились на утренне-вечернее освещение после 50 дней воздействия дневным освещением. Такой факт был отмечен также и у сорта 'Осетинская белая зубовидная'. Что касается кукурузы сорта 'Одесская 10', то подобное явле-



Влияние светового режима на развитие початков кукурузы.

Слева направо — растения, находившиеся соответственно в течение 30, 40 и 50 дней на 10-часовом дневном освещении, а затем на утренне-вечернем освещении. В первых двух вариантах (*слева* и в *середине*) два верхних початка не цвели, в последнем варианте (*справа*) верхние початки цвели. *Цифры внизу* — сроки выметывания соцветий (в м); *цифры наверху* — сроки цветения початков.

ние мы обнаружили лишь при переводе ее на утренне-вечернее освещение через 60—70 дней. При перемещении растений сортов 'Воронежская 80' и 'Московская 3' с полдневного освещения на утренне-вечернее в возрасте более 50 дней дальнейшее развитие початка шло совершенно нормально. Подобные явления встречались также в опытах 1958, 1960 и 1961 гг. Например, у растений гибрида 'Буковинская 3', получавших первые 20 дней 10-часовое дневное освещение и в дальнейшем выращивавшихся на утренне-вечернем освещении, развитие початков шло последовательно, но с большими разрывами во времени между выметыванием и цветением, а также между цветением метелки и выбрасыванием рылец. Стоило, однако, перевести растения на утренне-вечернее освещение в возрасте 30 и 40 дней, как развитие двух верхних початков останавливалось — они не выбрасывали нити. При переводе же растений этого гибрида после 50 дней роста с полдневного освещения на утренне-вечернее дальнейшее развитие початков шло нормально, без всяких нарушений.

В данном случае нельзя сказать, что растения не прошли световую стадию, поскольку в первых вариантах они давали спелые початки.

В. И. Разумов (1961), ссылаясь на Гарнера и Алларда, считает, что, поскольку утренне-вечернее освещение в полдень прерывается темнотой, растения воспринимают его как длинный день. Это высказывание имеет

определенные основания, но в данном случае утренне-вечернее освещение (т. е. освещение 5 утренних и 5 вечерних часов) сравнивать с длинным днем нельзя. Перевод растений с 10-часового дневного освещения на длинный день не вызывает таких изменений в формировании соцветий и в последовательности развития початков кукурузы.

Совершенно очевидно, что здесь имеется прямая зависимость между критическим этапом развития початка и условиями солнечного освещения. Слабое развитие початков в загущенных посевах, особенно, когда в период формирования генеративных органов кукурузы стоят облачные холодные дни, в значительной степени связано с неблагоприятными условиями освещения. Прореживание кукурузы в этот период, как правило, оказывало благоприятное влияние на рост и развитие початков.

На основании наших опытов мы можем сделать следующие выводы. Неблагоприятные условия освещения в период формирования мужских соцветий приводят к недоразвитию метелки и массовой стерильности. Перемещение растений кукурузы в условия утренне-вечернего освещения в период формирования в метелке колосковых лопастей и закладывания боковых почек (початков) нарушает последовательность развития початков по ярусам. Скороспелые сорта кукурузы относительно северного происхождения при выращивании их с первых дней появления всходов на утренне-вечернем освещении развиваются медленно, но нормально, что свидетельствует о лучшей приспособляемости молодых растений к неблагоприятным условиям освещения. Влияние прерывания светового периода темнотой при утренне-вечернем освещении на II—V этапах развития кукурузы нельзя отождествлять с влиянием длинного дня, как это делают Гарнер и Аллард.

ЛИТЕРАТУРА

Андреенко С. С., Ф. М. Куперман. (1959). Физиология кукурузы. — Кособоков Г. И. (1961а). Воздействие условиями освещения на формирование морфологических признаков кукурузы. Бот. журн., 7. — Кособоков Г. И. (1961б). Развитие растений кукурузы при различных световых режимах. Агробиолог., 5. — Кулешов Н. Н. (1917). Из наблюдений над соцветиями кукурузы. Тр. по прик. бот., генет. и селекц., 10, 5. — Куперман Ф. М. (1962). Формирование мужских и женских соцветий в зависимости от положения на стебле у различных морфологических типов кукурузы. Морфология кукурузы. — Куперман Ф. М., С. А. Баранов. (1958). Этапы органогенеза соцветий кукурузы. Кукуруза, 1. — Лысенко Т. Д. (1952). Агробиология. — Мичурин И. В. (1948). Сочинения, I. — Мичурин И. В. (1949). К культуре растений субтропиков. Итоги шестидесятилетних работ. — Новиков В. А. и З. Д. Баранникова. (1951). Критический период в отношении интенсивности света у кукурузы. ДАН СССР, 76, 6. — Разумов В. И. (1961). Среда и развитие растений. — Шаин С. С., А. В. Мотова. (1956). Влияние света на рост и развитие кукурузы в условиях нечерноземной полосы. В сб.: Методами Мичурина.

Всесоюзный институт кормов,
ст. Луговая Московской области.

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

В. Г. Бер

ЗАЩИТА БОТАНИЧЕСКИХ КОЛЛЕКЦИЙ ОТ ВРЕДИТЕЛЕЙ

(СООБЩЕНИЕ ВТОРОЕ)

С 4 рисунками

Защита ботанических коллекций от вредителей представляет серьезную проблему. Мое первое сообщение (Бер, 1959) имело целью ознакомить с ней широкие круги работников гербариев. Эта проблема и теперь еще далека от своего окончательного разрешения. Учитывая значительный интерес к затронутой теме, мы сообщаем в этой статье новые данные по этому вопросу, полученные за минувшие два года.

В гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (БИНа) издавна в качестве разрушителей коллекций проявляли себя наиболее распространенные виды повреждающих их жуков — хлебный точильщик (Stegobium paniceum L.) и «притворяшка» (Ptinus latro F.). Еще весною 1958 г. эти оба вида были представлены в значительных, более или менее равных количествах.

Повреждения гербарных образцов достигали самых различных степеней: от незначительных деформаций листьев и плодов (рис. 1) до очень далеко зашедших разрушений стебля и листьев (рис. 2). На рис. 3 изображен побег *Paliurus spina-christi* Mill. с сильно изгрызенными листьями, а рис. 4 дает представление о том количестве листовых обломков и трухи, в которые превращается образец растения в сильно запущенном состоянии (неповреждаемые деревянистые части растения, конечно, убраны в целях удобства рассмотрения).

После проведенной летом 1958 г. общей фумигации здания гербария цианистым водородом (препарат марки «Циклон Д») следов новых разрушений первое время не встречалось. Однако к весне 1959 г. свежие повреждения личинками разных возрастов становились все заметнее, так что появилась возможность пополнить данные о вредителях и уточнить их видовой состав.

Стало очевидным, что вся популяция хлебного точильщика (Stegobium paniceum) после газации в гербарии исчезла нацело, а из вредителей сохранился только Ptinus latro (притворяшка), с приближением теплого сезона все чаще обнаруживаемый.

Над ним и проведены фенологические наблюдения. Зимою в гербарии БИНа в фазе куколки этот вредитель отмечался крайне редко, но в течение апреля и мая процент окуклившихся личинок стал заметно нарастать. Это наблюдалось и при обнаружении их в поврежденных образцах (в пачках) и в условиях искусственной изоляции — в картонных коробках, куда были помещены личинки старших возрастов (вместе с кормовыми растениями) для наблюдения над ходом их развития.

Выход жуков P. latro из куколок в подобных «инсектарных» условиях особенно обращал на себя внимание в конце мая—начале июня (хотя в отдельных случаях это отмечалось и месяцем раньше). В среднем продолжительность стадии куколки, по наблюдениям в гербарии БИНа, достигает трех недель.

Б. В. Княжецкий (1949), говоря о годичном цикле развития жуков-точильщиков в наших условиях, приводит следующие цифры, характеризующие продолжительность стадий их метаморфоза: стадии яйца (эмбриональное развитие) — две недели, куколки — две недели и стадия взрослого насекомого (imago) — от двух недель до месяца; таким образом, на личиночную (вредоносную) стадию приходится несравненно более продолжительный отрезок времени, чем на все остальные стадии метаморфоза в сумме. Надо также принять во внимание, что при пониженной температуре воздуха обычная одногодовая генерация может быть дольше (даже до двух лет). Наоборот, при более высокой температуре происходит сокращение продолжительности развития до полугода, и в таком случае на протяжении года развивается до двух поколений.

Как уже было отмечено в первом моем сообщении (Бер, 1959), такие отапливаемые помещения, как гербарии, существенно отличаются от складов и амбаров по термическому режиму и всему искусственно поддерживаемому в них «микроклимату», а потому и фенология развития вредителей в глубине гербарных шкафов, естественно, иная, чем у тех же точильщиков в неотапливаемом продовольственном складе.

В зависимости от условий местообитания подвержена колебаниям и плодовитость самок жуков. По Б. В. Княжецкому (1949), одна самка в течение жизни откладывает до 40 яиц. Лаубманн (Laubmann, 1954) увеличивает эту цифру до 100 для теплых помещений. Эйхлер (Eichler, 1940) в своей работе о хлебном точильщике указывает,

что при 17° цикл развития длится всего около 7 месяцев, а при более высоких температурах и того меньше. Развитие личинки им недостаточно прослежено, но он предполагает, что число линек на протяжении личиночной стадии достигает не менее четырех



Рис. 1. Незначительные повреждения листьев и плодов экземпляра *Malva mauritiana* L.

или пяти, в зависимости от пола личинки (!). Этот автор дает перечень продуктов растительного происхождения, являющихся пищей для личинок точильщика; в частности, он упоминает о вызываемых ими больших разрушениях в гербарии, особенно образцов растений из сем. *Euphorbiaceae*.

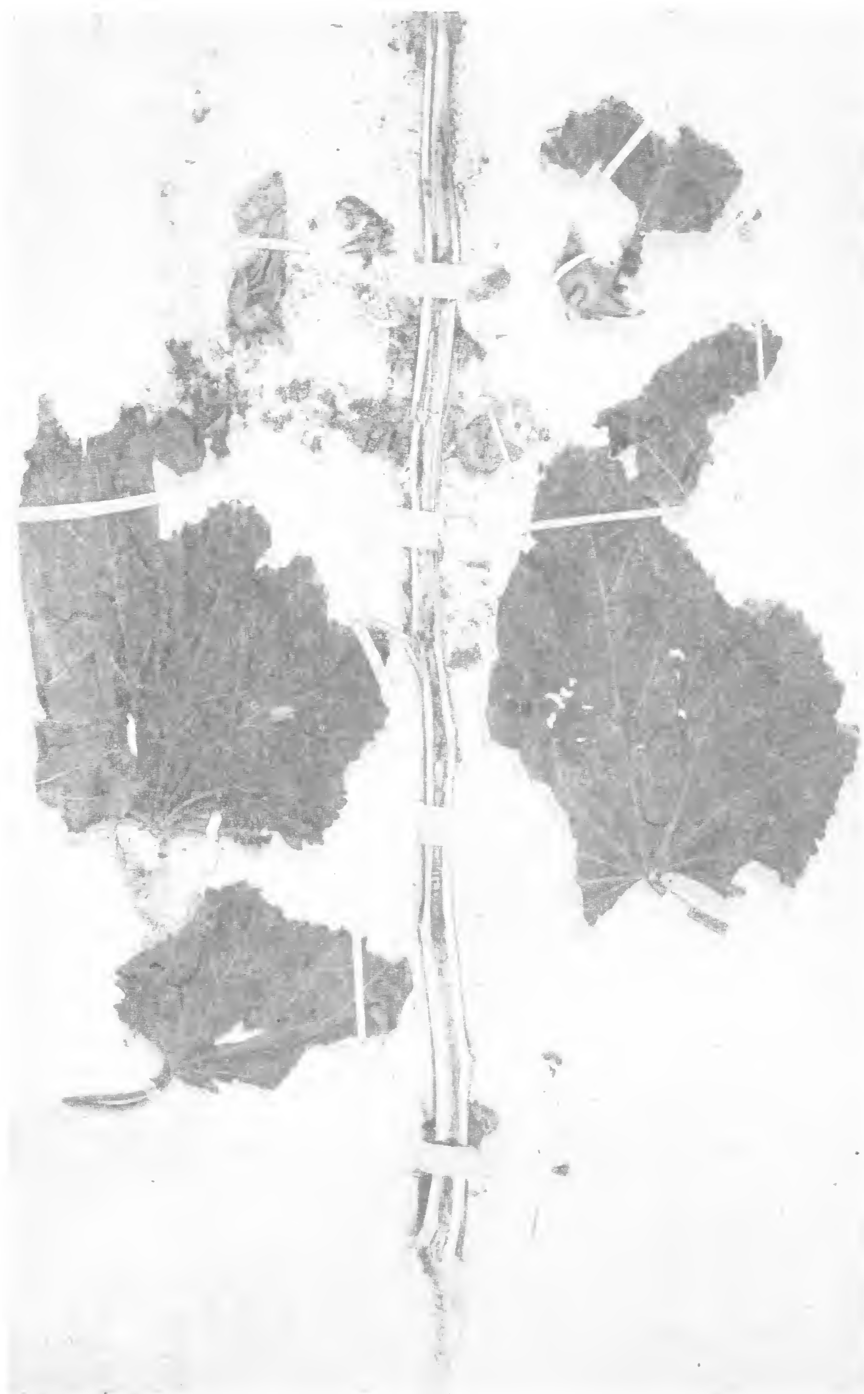


Рис. 2. Сильное разрушение стебля, листовых черешков и пластинок листьев экземпляра *Althaea* sp.

По данным северо-американских авторов, плодовитость самок точильщиков обоих видов (Stegobium paniceum L. и Lasioderma serricorne F.) выражается сотней яиц; цикл развития этих жуков в теплых условиях южных штатов очень укорочен: у «та-



Рис. 3. Сильные повреждения листьев на побеге *Paliurus-spina-christi* Mill.

бачного жука» (L. serricorne) 60 дней, а у S. paniceum всего шесть недель. О чрезвычайной многоядности хлебного точильщика и вредоносности его личинок, в частности для гербарных и других коллекций, свидетельствуют и другие (преимущественно немецкие) исследователи. Так, например, хлебному точильщику как вредителю коллекций, посвящена статья Нольте (Nolte, 1940), а также работа Янке и Ланге (Jancke, Lange, 1931), в которой описывается характер разрушения личинками точильщика

двух немецких гербариев. Сравнение представителей семейств, поражаемых в разной степени, и химические анализы их показали, что естественным отпугивающим началом для самок жуков при яйцекладке, по-видимому, является содержание в тканях растений (избегаемых групп) кремнекислоты, дубильной кислоты, токсических алкалоидов,



Рис. 4. Результаты деятельности вредителя на побеге *Paliurus spina-christi* Mill

хлоридов и смол. Несъедобность представителей некоторых таксономических групп высших растений обусловливается, вероятно, содержанием в их тканях кислот виннокаменной и соляной, солей калия и натрия, крепких эфирных масел и токсических глюкозидов.

По А. А. Захваткину (1953), «вылет жучков происходит один раз в год, в определенный срок». Об одногодовой генерации точильщика (в умеренной зоне) упоминает и Цахер (Zacher, 1927).

Наряду с точильщиками (сем. Anobiidae) широко известны в качестве вредителей хранимых продуктов жуки из семейства «притворяшек», Ptinidae. Однако как разрушители музейных коллекций (в частности, гербарных) последние почти не охарактеризованы в значительной литературе по Ptinidae. Достаточно отметить, что обширная серия работ (десять статей) Хоу (Howe, 1945—1953 гг.) под общим заголовком «Studies on beetles of the family Ptinidae», хотя и разносторонне освещает биоэкологию «амбарных» видов жуков-притворяшек, но в ней почти нет сведений о развитии притворяшек, вредящих в музеях.

По североамериканским данным о Ptinus fur, — притворяшке, вредящем и в книгохранилищах, общая продолжительность его жизненного цикла достигает одного года, а средняя плодовитость самки — сотни яиц.

Испытания способов защиты гербарных коллекций от насекомых-вредителей

Отпугивающие химические вещества (репелленты). В связи с небезопасностью (для здоровья) использования пара-дихлорбензола, как репеллента для негерметичных шкафов гербария БИНа, вместо него с 1959—1960 гг. применяются нафталин (в одних секторах гербария) и техническая камфора (в других). Оба эти вещества издавна испытаны в музейной практике хранения коллекций как отечественной, так и иностранной. Однако сколько-нибудь точно обоснованных дозировок для закладки их (на единицу объема шкафа) нигде и никогда не устанавливалось, как и при употреблении нафталина в быту для защиты вещей от моли.

Нафталин (порошковидный) применяется, например, в швейцарском хранилище гербариев Буассье, де-Кандолля и др. (сообщ. Ш. Бэни — Charles Baehni, Женева), а в США — в гербарии Гарвардского университета (по сведениям, полученным от д-ра Ролла Трэйон — Rolla Tryon).

В повышенных концентрациях испарения нафталина и камфоры далеко не безвредны для работающих в хранилище гербария. В связи с их токсическими свойствами содержание паров обоих этих веществ в воздухе рабочих помещений ограничено санитарными правилами: для паров нафталина предельно допустимая концентрация равна 0.02 мг/л, а для паров камфоры — 0.003 мг/л. В соответствии с этим разъяснением (Ленинградский научно-исследовательский институт гигиены труда и профессиональных заболеваний) и информацией некоторых коллег по гербарной работе при закладке в шкафы тампонов с нафталином мы применяем дозу, примерно в 5—10 г на 1 $м^3$ объема шкафа, а для камфоры эта цифра уменьшается в 10 раз.

Техническая камфора с успехом в течение ряда лет применяется в шкафах гербария им. П. Н. Крылова Томского университета (сообщ. проф. Л. П. Сергиевской).

По сообщению сотрудника нашего гербария В. П. Бочанцева, в гербарии Агрономического музея в Каире (ОАР) применяется крезол — препарат, который, обладая хорошим отпугивающим действием, вместе с тем имеет приятный запах. Принятая в Каире норма закладки не отличается существенно от указанной выше дозировки нафталина.

Вполне понятно, что при отсутствии герметичных гербарных шкафов, а равно и полноценной приточно-вытяжной вентиляционной системы в гербарных помещениях, где проходит почти весь рабочий день персонала, возможности пользования таким проверенным и эффективным предупредительным методом, как закладка отпугивающих химических веществ, сильно ограничены. Наоборот, в гербариях с полноценной вентиляцией и герметичными гербарными шкафами упомянутые выше репелленты (нафталин, пара-дихлорбензол) обеспечивают настолько успешное и устойчивое обеззараживание гербарных коллекций от вредителей (не причиняя вреда здоровью сотрудников), что никаких иных мероприятий истребительного порядка не требуется вовсе. Примером этого является длительный (15-летний) опыт гербария Миссурийского ботанического сада в Сан-Луис (США), о чем сообщил куратор гербария д-р Роберт Э. Вудсон (Robert E. Woodson). По его словам, к фумигации четыреххлористым углеродом в этом гербарии прибегают как исключение только для обработки явно зараженных вредителями сборов, поступающих со стороны. Дозировка закладки репеллентов, принятая там, — 40—50 г нафталина и 120 г пара-дихлорбензола в рыхлом матерчатом мешочке (на 1 $м^3$ объема). Такая система защиты коллекций, введенная в названном гербарии еще покойным Э. Д. Мерриллом (E. D. Merrill) выдержала долгое испытание временем, несмотря на благоприятствующий размножению вредителей теплый и влажный климат штата Миссури. Оснащен герметическими шкафами из металла и гербарий Естественноисторического музея в Будапеште. Это позволяет венгерским ботаникам закладывать в шкафы защитные химические вещества без какого-либо ущерба для персонала, работающего в гербарии (Бобров, 1961).

Отравляющие химические вещества (инсектициды) для частной дезинсекции гербария. Для местной (выборочной) дезинсекции отдельных неблагополучных очагов в гербарии заслуживают внимания широко известные средства борьбы с вредителями: хлороорганические препараты — ДДТ (дихлордифенилтрихлорэтан) и ГХЦГ (гексахлорциклогексан, гексахлоран).

Обработка зараженного материала производится без его транспортирования с места хранения, т. е. в самом шкафу; это дает большие преимущества, так как при

всяких перемещениях гербарные образцы легко повреждаются, сама же транспортировка является делом довольно трудоемким.

Инсектицидные суспензии или растворы этих препаратов обычно наносятся путем пульверизации (тонкого опрыскивания) внутренних поверхностей стенок и перегородок гербарных шкафов, чем создается на этих поверхностях ядосодержащий слой. Опрыскивание производится при помощи самых несложных ручных приборов, в которых распыление жидкости осуществляется под давлением, возникающим от накачивания воздуха поршнем. Примерами таких аппаратов является так называемый «дезинфаль» (емкостью в один или два литра) или же ручной насос (типа «спрыска»), применяемый в комнатном цветоводстве. При отсутствии специальных гидропультов той или иной конструкции с успехом может применяться (как это широко испытано в БИНе) обычный пылесос, переключенный на обратный ход струи (выбрасывание вместо всасывания), обеспечивающий сравнительно большую производительность работы.

В одном из секторов гербария БИНа было испробовано опрыскивание пятипроцентной суспензией ДДТ в керосине («дезинсекталем») при помощи самого простого грушевого пульверизатора. Была отмечена бесспорная эффективность этого метода: массовая гибель выплодившихся жуков (перед запертыми дверцами шкафов при попытке их покинуть) под воздействием испарений дезинсекталя.

В других секторах гербария было испытано также опрыскивание дезинсекталем непосредственно самих гербарных образцов, зараженных личинками. Выяснилось, однако, что эта очень трудоемкая операция (необходимость раскрывания и последующего закрывания обложек каждого образца) все же не гарантирует полную гибель вредителей; некоторая часть их оказывается уцелевшей под прикрытием листьев или стеблей в образцах. Для усиления токсического эффекта опрыскивания пачки образцов выдерживались после обработки некоторое время под плотным бумажным прикрытием.

Опрыскивание внутренних поверхностей гербарных шкафов раствором ДДТ применяется в ряде зарубежных гербариев, в частности германских; так, например, этот метод рекомендуют Нато (Natho u. Natho, 1959) с повторением обработок через один год. Тэнхет (Tenhet, 1944), сравнивая эффективность опрыскивания эмульсией ДДТ и экстрактом пиретрума в борьбе с «гербарным» жуком (Lasioderma serricorne), приходит к заключению, что опрыскивание эмульсией ДДТ (в концентрации 3 и 5%) давало не более 65% поражения вредителей, что вполне совпадает и с нашими экспериментальными выводами.

Эрчер (гербарий Национального арборетума в Вашингтоне) в своей небольшой заметке настойчиво рекомендует (Archer, 1952) для обработки содержимого гербарных шкафов применение ДДТ в виде аэрозоля; он утверждает, что этот способ не имеет себе равных по дешевизне, простоте и эффективности. Нами уже приводились (Бер, 1959) некоторые общие сведения об аэрозолях, как коллоидных системах, в которых дисперсионной средой является воздух. Если диспергированное в воздухе вещество представлено капельками жидкости, то такая система является туманом, если же в воздухе распределены твердые частицы, то аэрозоль называется дымом (Безобразов, Молчанов, Гар, 1958). По В. И. Вашкову (1952), размеры частиц аэрозолей в виде тумана или дыма лежат в пределах 0.5—0.1 μ.

Инсектицидные аэрозоли могут быть получены во-первых, в виде тумана: а) распылением (при посредстве сжатого воздуха) инсектицида, растворенного в минеральных маслах, например в зеленом или трансформаторном; б) путем быстрого испарения инсектицида, растворенного в высоколетучем (при комнатной температуре) органическом растворителе, как например фреон (=дихлордифторметан, CF_2Cl_2); во-вторых, в виде дыма: а) непосредственной термической возгонкой инсектицида — в тигле, противне и т. п., накаливаемом на электрической плитке, керосинке; б) сжиганием полосок бумаги, импрегнированной раствором инсектицида (предварительно горючий материал пропитывается для усиления горючести водным раствором калийной селитры, затем подсушивается, после чего пропитывается инсектицидом); при тлении таких бумажных полос происходит интенсивное выделение дыма инсектицида; в) сжиганием дымовых инсектицидных шашек («свечей»), дающих такой же эффект.

Высокая эффективность (в сочетании с простотой операций и дешевизной) инсектицидных аэрозолей в борьбе с мухами, комарами и москитами в комнатах широко известна (Вашков, 1952).

По опыту гербария Кафедры ботаники Московского университета (сообщение М. Н. Караваева), обработка гербарных шкафов гексахлораном в виде аэрозольного дыма оказалась действенной против вредителей коллекций, но, к сожалению, только в отношении их лётной фазы (жуков). Таким образом, этот прием полезен лишь как дополнительный и местный, — для пресечения нарастания зараженности главным образом взрослыми жуками, предотвращения яйцекладки и дальнейшего распространения вредителей.

Летом 1959 г. в гербарии БИНа было в широких масштабах испытано применение туманообразного аэрозоля того же состава, что испробовал в своих опытах упомянутый выше Эрчер (1952). Действующим началом были ДДТ и пиретрум, растворенные в фреоне (фреоновый аэрозольный инсектицид в толстостенных баллонах — «бомбах» емкостью по 0.5 л; изготовляется, например, Лубенским химико-фармацевтическим заводом на Украине и приобретается через систему Аптекоуправления).

После обработки шкафов аэрозолем в одних случаях новых повреждений образцов более не наблюдалось, но в ряде других вредители не погибали, несмотря на то что шкафы и даже все помещение хранилища были обильно заполнены аэрозольным туманом. Становится очевидным, что применение его перспективно в отношении свободно летающих насекомых (особенно двукрылых), но не против личинок жуков, находящихся в глубине плотно сложенных гербарных пачек, куда не проникают аэрозольные частицы. Таким образом, Эрчер, возможно, преувеличивает значение обработки аэрозолем в условиях гербариехранилищ, и во всяком случае нужны еще дополнительные исследования эффективности этого метода.

Все изложенное выше о технике применения ДДТ для защиты гербарных коллекций в полной мере относится и к другому хлорорганическому инсектициду — гексахлорану или ГХЦГ, — тоже, начиная с сороковых годов, прочно вошедшему в практику борьбы с вредителями. Обычный (технический) гексахлоран состоит из ряда изомеров (α, β, γ, δ и др.), из которых наиболее токсичен для насекомых гамма-изомер; обычно он составляет в общем комплексе изомеров всего до 12% и лишен того резкого, специфического неприятного запаха, который сообщают препарату примеси. Поэтому в практике защиты растений в настоящее время все более и более воздерживаются от применения неочищенного «технического» ГХЦГ и заменяют его препаратом, сильно обогащенным гамма-изомером (до 84%), а еще лучше так называемым линданом (до 95—99% содержания гамма-изомера). ГХЦГ значительно менее ядовит для теплокровных животных, чем для насекомых, но гамма-изомер ГХЦГ в сравнении с ДДТ для теплокровных животных является вдвое более ядовитым: его токсическая доза 125 мг (на 1 кг живого веса), тогда как у ДДТ она равна 250 мг.

Против вредителей в закрытых помещениях применение гексахлорана (и его гамма-изомера) широко испытано путем опрыскивания поверхностей (стен зданий изнутри и т. д.) его растворами. Норма расхода гамма-изомера ГХЦГ, согласно различным авторам, колеблется от 0.5 до 2 г на 1 м² обрабатываемой поверхности.

И у людей и у животных резко выражена индивидуальная чувствительность к действию ГХЦГ: одни переносят длительное воздействие его без появления признаков интоксикации, другие же страдают от очень малых его доз. Для обработки жилых помещений предпочтительнее пользоваться ДДТ.

Методы превращения гексахлорана в аэрозоль в общем те же, что изложены для ДДТ. По указаниям Г. И. Коротких (Московский филиал Всесоюзного института защиты растений), плоская огнеупорная посуда, в которой (подогревом на электрическом токе) ведется возгонка высокообогащенного ГХЦГ, расставляется в различных частях обрабатываемого помещения На единицу объема помещения (1 м³) требуется 0.5—1.0 г препарата. Выключатели тока монтируются вне помещения, чтобы, не отворяя запертой двери помещения, иметь возможность включить и выключить ток. Возгонка начинается минут через десять после включения подогревающего устройства. Длительный и высокий накал не рекомендуется, так как от сильного жара препарат, разрушаясь, теряет свою токсичность. Продолжительность обработки аэрозолем примерно $^1/_2$ часа—1 час.

Общая фумигация (газация) помещений. Обширные помещения гербария БИНа (общий объем порядка 15 000 м³) были снова обработаны в 1960 г. цианистым водородом. В качестве инсектицидного материала был взят на этот раз не «Циклон-дискоид» (как в 1958 г.), а еще более совершенная марка — «Ураган Д» (тоже чехословацкого производства: объединение «Chemapol», Прага). Этот препарат (картонные пористые диски, пропитанные синильной кислотой) заключен в жестяных плотно запаянных цилиндрических коробках (чистый вес — 500, 1000 и 1500 г). Применяется из расчета 10 г действующего начала (HCN) на 1 м³ объема помещения при наиболее эффективной температуре воздуха в помещении порядка 15—20°. Обработке помещения, конечно, предшествовала тщательная подготовка его к газации (Бер, 1959). Газация продолжалась 48 часов.

Для контроля токсического эффекта препарата в шкафах в глубину гербарных пачек были помещены многочисленные стеклянные пробирки, закупоренные ватными тампонами и содержащие тест-объекты: вполне жизнеспособных жуков амбарного долгоносика (*Calandra granaria* L.), как известно, отличающегося высокой резистентностью к различным ядам.

Учет эффекта фумигации был произведен сразу вслед за началом дегазации здания и обнаружил полную гибель жуков во всех без исключения пробирках, тогда как контрольные насекомые той же партии в пробирках, хранившихся вне газируемого помещения, оставались живыми.

В период дегазации для доведения концентрации цианистого водорода в воздухе в помещении гербария до предельнодопустимой общесоюзным санитарным стандартом (0.0003 мг/л) неукоснительно осуществлялось сквозное проветривание здания при открытых настежь шкафах и протапливании ночью. Погода в течение всего периода проветривания была вполне благоприятной — жаркой, сухой, нередко с умеренным ветром. Тем не менее дегазация здания, начатая 20 июня, заняла весь июль и первую декаду августа. Химическое определение остатков газа в воздухе помещений и в глубине гербарных шкафов проводилось через каждые пять суток.

Необходимость частого забора проб воздуха и предельнобыстрого их химического анализа заставила (в первые недели дегазации здания) отказаться от общепринятой

стандартной методики анализов воздуха на HCN; эта методика — довольно громоздкая как по способу взятия проб, так и по характеру последующего лабораторного химического анализа. Вместо этого был применен неизмеримо более простой и быстрый способ оценки — так называемый «экспрессный метод» Фомичевой. В основу его положена реакция между цианистым водородом и смесью растворов уксуснокислой меди и уксуснокислого бензидина, в результате которой образуется комплексное соединение синего цвета. Интенсивность окраски строго пропорциональна концентрации HCN в воздухе. Метод этот, не требуя сложного и громоздкого оборудования и больших затрат времени, дает возможность на месте быстро визуально определять концентрации HCN: сопоставлением степени посинения смеси (в стеклянной трубке, через которую просасывается исследуемый воздух) с колориметрической шкалой стандартных окрасок, точно соответствующих различным концентрациям цианистого водорода в мг/л. Лишь с половины августа, когда остаточные концентрации HCN в воздухе снизились до допускаемых Санитарным надзором количеств, в здании постепенно начала восстанавливаться работа. Усиленное проветривание для удаления последних следов газа продолжалось до конца сентября. Таким образом, фумигация и дегазация нарушили нормальную научно-производственную жизнь в здании гербария приблизительно на два месяца.

Столь замедленный ход выветривания остатков цианистого водорода из глубины гербарных шкафов объясняется, конечно, целым рядом обстоятельств, из которых главными являются: а) специфика самого обрабатываемого материала — обилие плотно сложенной пористой бумаги, поглощающей фумигант энергично, но освобождаемой от него с трудом; б) обилие застойных мест и углов в глубине шкафов и проходов между ними, с ничтожной циркуляцией воздуха при отсутствии полноценной приточновытяжной вентиляции в здании.

Наряду с этими основными причинами ход дегазации здания тормозился также неправильным проветриванием: 1) здание гербария отапливалось недостаточно регулярно и даже со значительными перебоями; 2) все окна закрывались после рабочего дня на ночь (на 10 часов). Выветривание остатков цианистого водорода несомненно шло бы более энергично в условиях непрестанного обогрева помещений гербария в сочетании с непрерывным вентилированием их.

С другой стороны, сама предельная норма допустимого содержания синильной кислоты в воздухе — 0.0003 мг/л, по данным Д. Ф. Язикова (1957б), является завышенной. Безопасной для человека (в условиях быстрого прогрессивного снижения) оказывается концентрация, в десять раз более высокая, т. е. 0.003 мг/л. В наших работах 1960 г. эта норма была достигнута уже после первых десяти дней дегазации; необходимость снизить концентрацию HCN в воздухе до 0.0003 мг/л, допускаемых общесоюзным санитарным стандартом, значительно затянула дегазацию здания. Так или иначе длительный перерыв в работе из-за медленного хода дегазации в условиях гербариехранилища заставляет подходить к методу общей фумигации гербария с большою осторожностью, несмотря на прекрасный эффект обеззараживания, который дает это мероприятие. В течение целого года, последовавшего за обработкой здания, вредителей (в тех или иных фазах их метаморфоза) или свежих повреждений гербарных образцов не отмечалось. Признаки нового заражения стали обнаруживаться постепенно с осени 1961 г., вначале лишь в виде единичных местонахождений вредителей (очевидно, заносного происхождения).

Само собою понятно, что достигнутый эффект полного обеззараживания не может сохраняться беспредельно долго. Пути проникновения вредителей в гербарий, как было мною указано (Бер, 1959), весьма разнообразны. Для пресечения возможностей заноса вредителей со стороны с поступающими в гербарий пополнениями материала, а также для ликвидации возникающих в отдельных шкафах очагов зараженности каждое хранилище гербарных образцов должно иметь дезинсекционную камеру.

Частная фумигация образцов в дезинсекционной камере. Дезинсекционных камер химического действия, пригодных для обеззараживания гербарного материала, наша отечественная промышленность пока фактически не изготовляет. Выходом из положения, на мой взгляд, явилось бы централизованное обеспечение всех заинтересованных гербариев Советского Союза дезинсекционными камерами стандартного образца. Проектирование и последующее изготовление такой модели значительно облегчилось бы, если бы предусматривалось серийное производство химической дезинсекционной установки не слишком больших габаритов, пригодной для обеззараживания не только ботанических коллекций (включая микологические и др.), но и самых различных музейных ценностей, повреждающихся насекомыми.

Как нами уже указывалось (Бер, 1959), в дезинсекционных камерах применяются самые различные газообразные яды, или фумиганты. Вопросам камерной дезинсекции метилбромидом (бромистый метил), метилформиатом (арегинал, $HCOOCH_3$) и другими фумигантами посвящено «Руководство по карантинной безвакуумной фумигации» В. Э. Крейцберга. По сообщению д-ра М. Ионсона (M. Johnson), Ботанический сад в Гетеборге с успехом применяет профилактическую обработку коллекций в камере при помощи цианистого водорода, а сравнительно небольшие количества образцов там обрабатываются четыреххлористым углеродом (тетрахлорметаном) с экспозицией 7 суток. В исключительных случаях прибегает к камерной фумигации тетрахлорме-

таном (с двухнедельным сроком обработки) и Миссурийский ботанический сад (сообщение R. E. Woodson). Камерная дезинсекция бромистым метилом широко практикуется и как предупредительное мероприятие (один раз в несколько лет) и для ликвидации уже возникшего заражения в гербарии Грэя Гарвардского университета в США (по данным д-ра Р. Трэйон — Rolla Tryon).

Эффективность употребления любого из фумигантов возрастает при создании в камере более или менее значительного разрежения (вакуума). В течение примерно полустолетия с того времени, когда началось применение вакуумной фумигации, этот метод широко и всесторонне исследован на самых разнообразных вредителях и повреждаемых ими объектах. Не останавливаясь детально на обильных литературных данных по этому вопросу, упомяну лишь обзорную работу Линдгрен (Lindgren, 1936) с приложенной к ней большой сводкой литературы. Из этой работы следует, что фумигация при наличии вакуума имеет явные преимущества перед газацией при обычном давлении: укорачивается до минимума требующийся срок обработки материала, в толщу которого энергично проникает фумигант, а это особенно ценно при фумигации плотно сложенных гербарных пачек в камере.

Как установили Крэмб и Чемберлен (Crumb, Chamberlin, 1933), фумигация (в борьбе с «табачным жуком») при поддерживаемом вакууме гораздо эффективнее, нежели при убывающем. Бэк и Коттон (Back, Cotton, 1925) считают даже, что само по себе удаление воздуха (вакуум) способно убивать насекомых (в разных фазах их метаморфоза) без всякого участия фумиганта.

Независимо от того, обладает ли вакуум сам инсектицидными свойствами или нет, совершенно очевидно, что применение его в сочетании с тем или иным фумигантом обеспечивает наиболее полное проникновение газа в глубь толщи гербарных образцов; именно плохая проницаемость фумиганта в пачки и является одним из главных препятствий, осложняющих обычную безвакуумную дезинсекцию.

Сравнительная оценка разных фумигантов как средства против «гербарного жука» — Lasioderma serricorne — дана в другой работе уже упомянутых американских авторов (Crumb, Chamberlin, 1936). В их опытах исследованы различные варианты применения нескольких наиболее распространенных фумигантов — цианистого водорода, сероуглерода и, наконец, смеси дихлорэтана и четыреххлористого углерода (так называемого «Dowfume 75»). Эта смесь при нормальном атмосферном давлении не обеспечивала полной смертности вредителя, тогда как сероуглерод при должной экспозиции (около суток) приводит к полному обеззараживанию.

Сероуглерод в гербарии БИНа применялся с успехом в течение многих лет. В глубине гербарных шкафов расставлялись сосуды с навеской фумиганта; шкафы плотно запирались и наглухо закрывались входные двери (с заклейкой их бумажными полосками). Экспозиция применялась двусуточная. Фумигант брался из расчета 125 г сероуглерода на 1 м^3 объема. В связи с высокой огнеопасностью сероуглерода эти работы требовали большой осторожности: выключался во всем здании электрический ток; запрещались все виды нагревания и зажигания; за газируемым помещением (сектором) устанавливалось наблюдение.

Взрывоопасность больших концентраций сероуглерода в воздухе явилась причиной запрещения употребления его для дезинсекции в закрытых помещениях. Тем не менее простота и эффективность подобной фумигации бесспорна; об этом говорит долголетний опыт БИНа и продолжающаяся поныне практика целого ряда зарубежных гербариев (в частности, в Венгрии, где в гербарии Естественноисторического музея в Будапеште аллюминиевые стаканчики с CS_2 постоянно находятся в герметических шкафах, несмотря на присутствие в гербарии сотрудников) (Бобров, 1961).

Поэтому при соблюдении всех мер предосторожности (как в отношении огне- и взрывоопасности сероуглерода, так и его токсичности для человека) есть все основания к восстановлению применения этого ценного фумиганта в гербариях.

Как уже было мною указано (Бер, 1959), камерная дезинсекция гербарного материала может быть осуществлена не только химическим путем (газами-фумигантами), но и термическим: действием горячего воздуха (электрический обогрев). Таким образом, в случае невозможности использования по тем или иным причинам фумигационной камеры, она может быть заменена термической установкой. Несколько образцов таких установок, более или менее пригодных для обеззараживания ботанических коллекций, выпускается промышленностью в СССР, в Германской Демократической Республике (г. Галле) и в других странах.

Возможно, что и отрицательные температуры (порядка —40° и ниже) оказывают инсектицидное действие и могут использоваться в борьбе с вредителями коллекций. Во всяком случае было бы небезынтересно исследовать этот вопрос экспериментально, так же как и проверить пригодность токов высокой частоты для защиты гербарных коллекций. По опытам, произведенным Ю. П. Нюкша и др. (Донской, Куляшов и Нюкша, 1959), книги с успехом обеззараживаются прогревом их в особом аппарате при помощи токов высокой частоты без вреда для бумаги и переплетов.

Как показывает опыт нескольких американских гербариев, а в Европе гербария Естественноисторического музея в Будапеште, гарантией успеха сохранения гербарных образцов и, в частности, эффективной защиты их от повреждений насекомыми

является оснащение гербария герметичными шкафами (из стали, аллюминия, пластических масс и других материалов). Лучше всего, конечно, при организации гербария оборудовать отдельное, укомплектованное подобными шкафами хранилище, обособленное от рабочих помещений, где протекает вся научно-производственная деятельность. Во всяком случае все помещения гербария должны быть оборудованы совершенной принудительной приточно-вытяжной вентиляцией.

Осуществление этих условий правильного хранения само по себе позволит свести до минимума всякие специальные мероприятия по защите коллекций от вредителей; основное внимание в этом случае сосредоточивается лишь на предупредительных мерах, как-то: а) закладка в шкафы репеллентов; б) профилактический пропуск через дезинсекционную камеру всех без исключения гербарных материалов, поступающих со стороны (для постоянного хранения или временного пользования) или отправляемых из гербария и в) периодический просмотр коллекций на зараженность вредителями. Именно такая система принята в гербарии Миссурийского ботанического сада; сходна с нею и применяемая в венгерском гербарии.

При подобной системе хранения отпадает необходимость общей фумигации гербария, громоздкой и трудоемкой операции, и лишь в редких случаях приходится прибегать к дезинсекции обнаруженных очагов заражения пропуском материала через камеру.

Стационарная дезинсекционная установка (камера предпочтительно химического действия) является обязательной для каждого гербариехранилища. В многоэтажных зданиях гербария, конечно, желательно иметь камеры меньшего габарита, но на всех этажах, чтобы свести до минимума транспортирование материала к установке. Каждая камера химического действия должна иметь вакуумное устройство, а также совершенное вентиляционное приспособление для быстрейшей дегазации фумигированных гербарных образцов.

Что касается дезинсекции неблагополучных очагов в отдельных шкафах на месте, то опыливание и опрыскивание внутренних их поверхностей теми или иными препаратами (в том числе и в состоянии аэрозоля) являются операциями трудоемкими и при том не всегда гарантирующими успех борьбы. Разрешение этой задачи несомненно более эффективно путем фумигации отдельных герметичных шкафов тем или иным газом (в частности, парами сероуглерода, как это практикуется в Венгерской Народной Республике).

В заключение мы выражаем глубокую благодарность тем ботаникам-систематикам, которые поделились с нами своим опытом борьбы с вредителями гербарных коллекций: проф. Шарлю Бэни (Charles Baehni, Ботанический сад Женевы, Швейцария), д-ру Р. Трэйону (Rolla Tryon, гербарий Грэя Гарвардского университета, США), д-ру М. Ионсону (Magnus Johnson, Ботанический сад в Гетеборге, Швеция), д-ру Р. Вудсону (Robert E. Woodson, гербарий Миссурийского ботанического сада, США), проф. Л. П. Сергиевской (гербарий им. П. Н. Крылова Томского университета), а также старшим научным сотрудникам гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР Е. Г. Боброву и В. П. Бочанцеву, которые посетили некоторые зарубежные ботанические учреждения и ознакомили автора с постановкой в них дела защиты гербариев.

Литература

Безобразов Ю. Н., А. В. Молчанов, К. А. Гар. (1958). Гексахлоран. — Бер В. Г. (1959). Защита ботанических коллекций от вредителей. Бот. журн., 9. — Бобров Е. Г. (1961). Знакомство с ботаническими учреждениями Венгерской Народной Республики. Бот. журн., 9. — Вашков В. И. (1952). Руководство к дезинфекции, дезинсекции и дератизации. — Донской А. В., С. М. Куляшов, Ю. П. Нюкша. (1959). Дезинфекция книг в электрическом высокочастотном поле. В сб.: Дезинфекция и реставрация библиотечных материалов. — Захваткин А. А. (1953). Личинки жуков-точильщиков, Anobiidae. Сб. научн. работ. Посмертн. изд. МГУ. — Княжецкий Б. В. (1949). Новое в борьбе с жуками-точильщиками. — Крейцберг В. Э. (1956). Руководство по карантинной безвакуумной фумигации. — Нюкша Ю. П. (1959). Дезинфекция книг в камерах. Сб. Дезинфекция и реставрация библиотечных материалов. — Попов П. В. (1956). Справочник по ядохимикатам. — Язиков Д. Ф. и В. Я. Райгородская. (1957а). Опыт газовой обработки судов в Ленинградском торговом порту Циклоном «Б» и «Д». Журн. микробиолог. и иммунобиолог., 2. — Язиков Д. Ф. и В. Я. Райгородская. (1957б). К вопросу о дегазации при газовой обработке судов препаратами синильной кислоты. Журн. микробиолог., эпидемиолог. и иммунобиолог., 8. — Язиков Д. Ф., В. А. Рундквист и В. Я. Райгородская. (1958). Инсектицидное действие препаратов синильной кислоты при газовой обработке судов в Ленинградском торговом порту. Журн. микробиолог., эпидемиолог. и иммунобиолог., 4. — Archer W. A. (1952). Aerosol for Controlling herbarium pests. Science, 116, 3009. — Back E. A. a. R. T. Cotton. (1925). The use of vacuum for insect control. Journ. Ag. Res., 31 : 1035—1041. — Crumb S. E. a. F. S. Chamberlin. (1933). A comparison of the effectiveness of sustained vacuum and dissipated vacuum in fumigation with hydrocyanic acid gas. Journ. Econ. Entomology, 26 (1):

259—262. — Crumb S. E. a. F. S. Chamberlin. (1936). Laboratory tests on comparative effectiveness of fumigants against cigarette beetle in cigars. Journ. Econ. Entomology, 29 (5). — Eichler W. (1940). Brotkäfer als Schädling, inbesondere als Holzzerstörer. Mitteil. Gesellsch. für Vorrats-Schutz, 4. — Jancke O., L. Lange. (1931). Über den Befall von herbarisierten Pflanzen durch den Brotkäfer. Zeitschr. angewandte Entomologie, 17. — Jones C. R. (1913). The cigarette beetle, Lasioderma serricorne in the Philippine Islands. Phil. Journ. Sci., ser. D, 8 : 1—39. — Laubmann. (1954). Kann der Brotbohrer (St. paniceum) Papier zerstören? Pflanzenschutz, 6. — Lindgren D. L. (1936). Vacuum fumigation. Journ. Econ. Entomology, 20 (6) : 1132—1137. — Natho G. u. I. Natho. (1959). Herbartechnik. — Nolte H.-W. (1940). Der Brotkäfer (Sitodrepa panicea) als Sammlungsschädling. Mitteil. Gesellsch. für Vorrats Schutz, 4. — Runner G. A. (1930). The tobacco beetle, an important pest in tobacco products. U. S. D. A. Dept. Bull. 737. — Tenhet J. N. (1944). DDT to control the Tobacco Moth and the cigarette Beetle (Lasioderma serricorne). Journ. Econ. Entomology, 37 (1). — Zacher F. (1927). Die Vorrats-Speicher- und Materialschädlinge und ihre Bekämpfung.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 27 II 1962).

С. Ш. Читашвили

ОПЫТ ПРИМЕНЕНИЯ РАДИОМЕТРИЧЕСКОГО МЕТОДА ОПРЕДЕЛЕНИЯ ФОТОСИНТЕЗА В ЛЕСОВЕДЕНИИ

С 2 рисунками

Вопрос о важности изучения воздушного питания древесных пород со всей остротой был поставлен одним из крупных советских физиологов Л. А. Ивановым (1946). В течение нескольких десятилетий он проводил обширные исследования специфики воздушного питания и водного режима древесных пород. «В лесном хозяйстве, — писал он, — свет является единственным фактором, который может быть непосредственно изменен при помощи рубок, а с ним может быть изменен и ряд условий роста деревьев — влажность, тепло, химизм и микробиология почвы» (1946). Приводя образное выражение лесовода Бека, что «. . . свет — это рычаг, которым лесовод регулирует жизнь леса в желательном для хозяйства направлении» (там же), Иванов заключает, что в физиологическом исследовании свету должно быть отведено первенствующее значение.

Свет не только влияет на условия роста, но и обусловливает ход фотосинтеза, т. е. воздушного питания деревьев. В связи с вышеизложенным, представляет особый интерес изучение влияния рубок леса и изменения светового режима насаждений на фотосинтез. Особенно важны подобные исследования в молодых лесных насаждениях, в которых проводятся лесоводственные мероприятия «воспитательного» характера, т. е. рубки ухода, и которые сильнее, чем спелые и перестойные насаждения подлаются влиянию изменений внешней среды.

Первые исследования в этой области были проведены Н. Л. Коссович (1941, 1945). Используя метод, разработанный ею и Л. А. Ивановым, она ставила опыты с целью установления воздействия рубок ухода на ассимиляцию, освещение и прирост ели в елово-лиственном древостое. За последние годы Е. Г. Орленко (1956) и В. С. Победовым (1958) были опубликованы интересные статьи, касающиеся изучения (с помощью метода Иванова и Коссович) фотосинтеза деревьев в дубовых и сосновых насаждениях, но эти исследования не были связаны с рубками леса.

Чтобы более глубоко теоретически обосновать применение тех или иных способов рубок ухода и их оптимальную интенсивность, с чем связана производительность насаждений, необходимо дальнейшее изучение фотосинтеза древесных сообществ.

Существовавшие до последнего десятилетия методы определения фотосинтеза не давали возможности проведения полевых опытов в относительно больших масштабах, как это удается с помощью радиометрического метода О. В. Заленского и др. (1955), разработанного сотрудниками Лаборатории фотосинтеза Ботанического института им. В. А. Комарова АН СССР (БИНа).

Используя методику изучения фотосинтеза с помощью радиоактивного углерода C^{14},[1] мы задались целью изучить характер воздушного питания молодняков горных лесов Грузии в связи с различиями в интенсивности и способах рубок ухода.

На территории Тбилисского опытно-показательного лесхоза Института леса АН Грузинской ССР, находящегося на высоте 850—900 м над ур. м., были выделены

[1] С этой методикой мы ознакомились благодаря любезному содействию ее авторов.

ТАБЛИЦА 1

Интенсивность фотосинтеза дубового молодняка (в $\frac{мг\ CO_2}{г/час}$) в зависимости от вида рубок ухода

Сезон проведения опытов	Вид рубок ухода	Утром				В полдень				Вечером			
		верхушечные листья	периферийные листья средней части кроны	листья внутренней части кроны	листья нижней части кроны	верхушечные листья	периферийные листья средней части кроны	листья внутренней части кроны	листья нижней части кроны	верхушечные листья	периферийные листья средней части кроны	листья внутренней части кроны	листья нижней части кроны
Весна	Коридор Молчанова	8.8	6.9	4.5	2.8	12.8	10.5	8.75	5.15	3.95	3.5	3.03	1.5
	Контрольный участок	8.4	5.8	4.4	2.2	11.3	9.5	8.1	6.2	3.8	2.95	2.3	1.5
	Участок, прореженный верховым способом	4.6	3.9	2.1	1.76	10.7	9.6	6.6	3.7	3.75	3.0	2.18	1.85
	Контрольный участок	4.0	3.15	1.9	1.35	10.3	9.1	6.3	3.2	3.4	2.6	1.78	1.41
Лето	Коридор Молчанова	12.4	9.9	8.15	5.95	17.2	14.7	9.0	7.85	8.2	6.2	4.2	3.8
	Контрольный участок	11.3	9.0	6.4	5.60	16.8	13.9	11.7	6.95	6.6	5.9	3.9	2.6
	Участок, прореженный верховым способом	9.8	6.5	5.1	3.75	13.8	10.2	8.7	6.95	7.3	4.8	3.3	2.6
	Контрольный участок	8.7	6.1	4.2	3.1	11.7	9.7	7.3	6.6	6.2	4.2	3.5	2.1
Осень	Коридор Молчанова	4.6	3.5	2.1	1.5	6.3	4.6	2.8	2.3	2.6	1.95	1.4	0.9
	Контрольный участок	4.0	3.0	1.92	1.48	5.8	5.4	2.5	2.0	2.1	1.8	1.2	0.6
	Участок, прореженный верховым способом	4.2	2.9	1.8	1.6	4.7	3.5	2.5	1.3	2.3	1.8	0.73	0.52
	Контрольный участок	3.7	2.6	1.6	1.1	4.3	3.2	2.3	1.0	1.9	1.8	0.65	0.35

два участка дубового молодняка. Первый участок представляет собой дубовый жердняк, прореженнный коридорным способом Молчанова, а второй — приспевающее дубовое насаждение, прореженное верховым способом. Для каждого участка имелись соответствующие контрольные площади, где не производилось рубок. На каждом участке, включая контрольные, было подобрано по одному средней величины дереву. Затем на этих деревьях были проведены полевые опыты по изучению дневного и сезонного хода фотосинтеза радиометрическим методом Заленского и др. (1955).

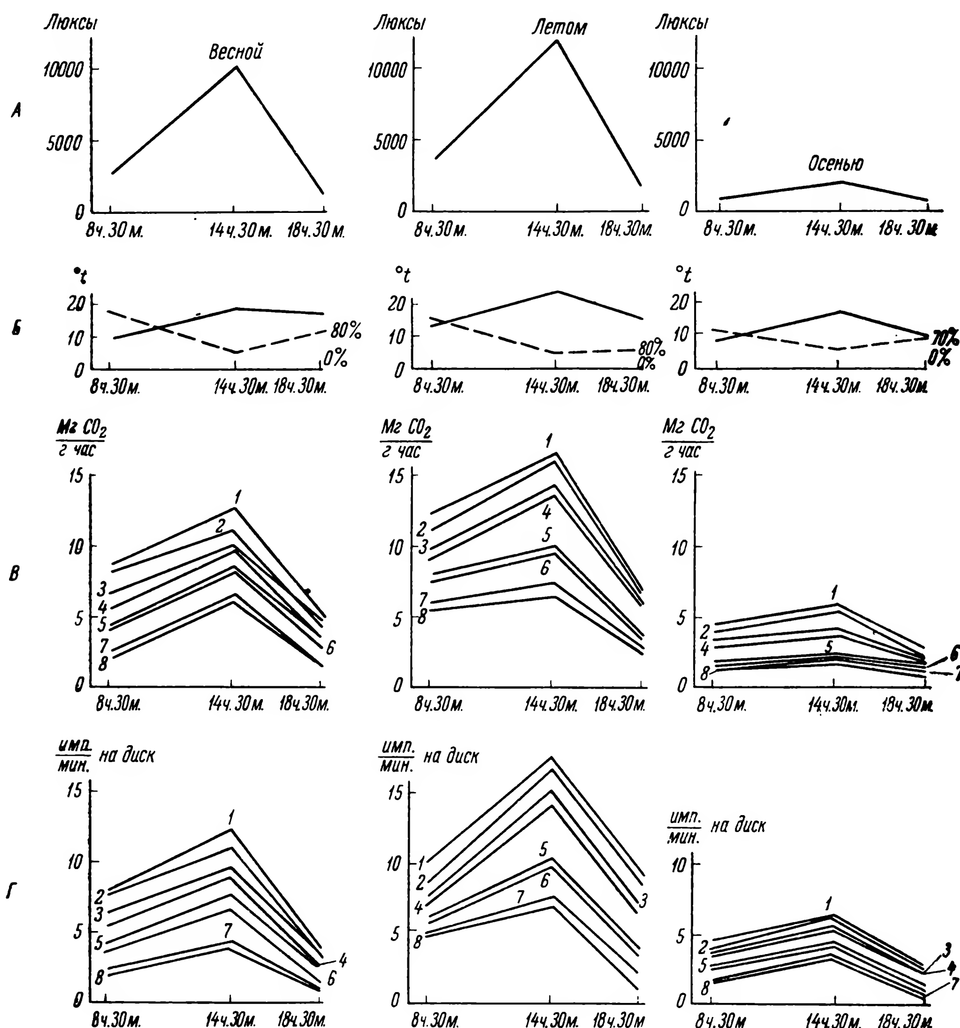


Рис. 1. Дневной и сезонный ход фотосинтеза дубового молодняка, прореженного коридорным способом Молчанова.

А — кривые освещенности; *Б* — кривые температуры воздуха (*сплошная линия*) и относительной влажности воздуха (*прерывистая линия*); *В* и *Г* — кривые хода фотосинтеза: *1* — верхушечные листья; *3* — листья периферической части середины кроны; *5* — листья внутренней части кроны; *7* — листья нижней части кроны; *2*, *4*, *6*, *8* — соответствующие листья с контрольных деревьев.

Главными частями прибора, использовавшегося нами для полевых экспериментов, были газгольдер, листовая камера и насос. Концентрация $C^{14}O_2+CO_2$ в газгольдере емкостью 15.4 л. равнялась 1%, а удельная активность — 0.5 *mc* на 1 литр CO_2. После экспозиции материал фиксировался горячим спиртом.

Опыты проводились в следующем порядке: утром в 8 час. начиналась экспозиция первой пары верхушечных листьев, срезанных в тот же момент с опытных деревьев дуба. Затем, через каждые 20 мин., мы экспонировали следующие пары листьев с периферической и внутренней частей кроны и, наконец, листья брались с нижних частей кроны. Утренний опыт, в течение которого удавалось зафиксировать 4 пары, т. е. 8 образцов листьев, заканчивался за 1 ч. 20 мин. В той же последовательности протекали

опыты в середине и конце дня. Следовательно, общее количество образцов, фиксировавшихся в течение всего дня, составляло 24.

На второй день продолжались опыты на другом дереве.

Весной, летом и осенью опыты проводились в ясную безоблачную погоду, под пологом леса, где условия освещения во время проведения экспериментов были приблизительно одинаковыми. Для определения интенсивности света и влажности воздуха мы применяли люксметр типа ОЛ-3 и психрометры. Всего за вегетационный период 1958 г. было проделано 144 определения. Ясно, что никакой иной метод, кроме радиометрического, не позволил бы провести работу такого объема, да еще в горных условиях.

Обработка фиксированного материала проводилась в лаборатории. Листья высушивались и растирались. Из полученного порошка приготовлялись препараты с поверхностью 3.8 см². На установке Б-2 определялась активность каждого препарата, вносились поправки на фон и на самопоглощение в слое препарата.

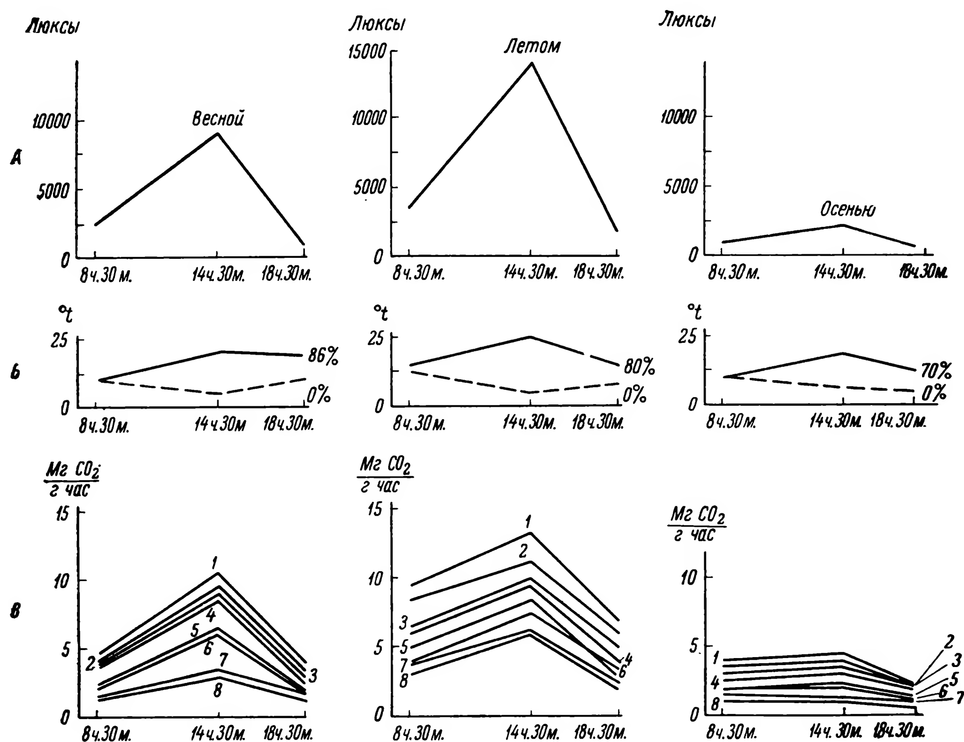


Рис. 2. Дневной и сезонный ход фотосинтеза дубового молодняка, прореженного верховым способом.

Обозначения те же, что на рис. 1.

По стандарту — порошку, приготовленному лабораторией фотосинтеза БИНа, — был определен коэффициент K для нашей установки, позволяющий перейти от числа имп/мин. к миллиграммам поглощенного листом CO^2. K равнялся 33 000 имп/мин.

По эмпирической формуле $x = \frac{n}{k \cdot a \cdot m \cdot t}$, где n — число имп/мин. с поправками, a — удельная активность CO_2, m — вес пробы листьев и t — время, были подсчитаны интенсивности фотосинтеза в мг/час на 1 г сухого веса листа (табл. 1). Чтобы яснее показать зависимость фотосинтеза от определяющих его интенсивность внешних факторов, как-то: силы света, температуры и относительной влажности; ниже приводятся графики (рис. 1 и 2).

Следует указать на то, что радиометрические определения фотосинтеза в отличие от всех газометрических методов дают величину истинного фотосинтеза, не требующую поправки на дыхание. Кроме того, — это потенциальная величина фотосинтеза, так как ассимиляция углекислоты данным методом определяется не при естественной, ограничивающей процесс концентрации CO_2, а при насыщающей концентрации.

Как видно из таблицы и рисунков, в тех условиях, где нами производились исследования, максимум фотосинтеза у дубовых насаждений как весной и летом, так и

осенью наблюдается в полуденные часы. Летом фотосинтез имеет наибольшую величину.[1] При летнем максимуме фотосинтеза интенсивность света под пологом леса, где экспонировались листья, колеблется от 12 500 до 14 500 люкс.

В дубовом жердняке (25 лет), прореженном коридорным способом Молчанова (рис. 1), интенсивность фотосинтеза значительно выше, чем в приспевающем насаждении (45 лет), сильно прореженном верховым способом (рис. 2). У верхушечных листьев в полдень как весной и летом, так и осенью интенсивность фотосинтеза деревьев дуба в коридорах по сравнению с деревьями в прореженном верховым способом насаждении была выше соответственно на 2.1, 3.4 и 1.6 $\frac{\text{мг } CO_2}{\text{г час}}$. Причинами этого мы считаем, во-первых, возрастную разницу насаждений; во-вторых, различие в условиях светового режима, под воздействием которого формировались листья, и, в-третьих, различия в микроклимате в насаждениях.

Судя по изложенным данным, можно сказать, что световой режим, возникший вследствие изреживания дубового жердняка до полноты 0.6, способствует повышению фотосинтеза и, следовательно, усилению прироста древесины.

Рисунки наглядно показывают, что листья, развившиеся в разных частях кроны дерева, ассимилируют углекислоту с различной интенсивностью, что, по-видимому, можно объяснить спецификой их анатомического строения. Для доказательства этого ниже приводятся результаты анатомического анализа листьев опытных деревьев дуба, взятых нами в момент проведения полевых экспериментов (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Анатомическая характеристика листьев опытных деревьев дуба в различных условиях произрастания

Вид рубок ухода	Изучаемые листья	Количество рядов клеток палисадной паренхимы	Толщина в μ		
			листовой пластинки	палисадной паренхимы	губчатой паренхимы
Коридор Молчанова	Верхушечные	2—3	180	98	50
	С периферии средней части кроны	2—3	151	85	35
	С внутренней части кроны	1—2	115	40	56
	С нижней части кроны	1—2	100	35	50
Контрольный участок	Верхушечные	2—3	176	96	50
	С периферии средней части кроны	2—3	154	72	55
	С внутренней части кроны	1—2	115	35	65
	С нижней части кроны	1—2	105	25	65
Участок, прореженный верховым способом	Верхушечные	2—3	185	83	60
	С периферии средней части кроны	2	165	65	63
	С внутренней части кроны	1—2	106	34	46
	С нижней части кроны	1—2	96	32	44
Контрольный участок	Верхушечные	2	177	76	62
	С периферии средней части кроны	1—2	147	71	57
	С внутренней части кроны	1	115	30	60
	С нижней части кроны	1	103	33	50

Из приведенных в табл. 2 данных видно, что толщина листьев, взятых из верхней и периферической частей кроны, а также из внутренней части кроны дуба, произрастающего в коридорах, несколько отличается от их толщины у контрольных деревьев. Толщина же палисадной паренхимы, особенно у периферических листьев, взятых из средней части кроны, показывает отчетливое преимущество деревьев, произрастающих на более освещенных участках, где проводились рубки ухода.

Такая же закономерность установлена в отношении деревьев дуба на другом участке, где были проведены рубки ухода верховым способом. Таким образом, в условиях рубки у дуба формируются более световые листья.

Интересно дать количественную характеристику ассимиляционного аппарата опытных деревьев дуба. О ней дает представление табл. 3.

[1] На рис. 1 видно, что форма кривых и закономерность их изменения не меняются от того, выражен ли фотосинтез в имп/мин. или в мг CO_2, что дает право с одинаковым успехом использовать любой из этих показателей. Выражение интенсивности фотосинтеза в имп/мин. проводится быстрее и с меньшей затратой труда. Однако выбор единицы измерения зависит от целей работы.

ТАБ

Морфологическая и физиологическая характеристика

Вид рубок ухода	Таксационно-морфологическое описание опытных деревьев	Количество листьев			
		верхушечных	периферических в средней части кроны	во внутренних и нижних частях кроны	всего
Коридор Молчанова	Возраст 28 лет, высота 3.14 м, диаметр 5.1 см; длина кроны 152 см, проекция кроны 240 см.	1675	3824	1401	6900
Контрольный участок	Возраст 28 лет, высота 3 м, диаметр 3.8 см; длина кроны 182 см; проекция кроны 130 см.	948	2120	918	3986
Участок, прореженный верховым методом	Возраст 45 лет, высота 6.4 м, диаметр 8 см; длина кроны 3.6 м, проекция кроны 4 м.	2015	6229	2876	11120
Контрольный участок	Возраст 45 лет, высота 6.5 м, диаметр 7.2 см; длина кроны 3.2 м, проекция кроны 2.7 м.	1870	5446	2262	9578

Из табл. 3 видно, что произрастающие на прореженных участках леса деревья дуба по сравнению с контрольными имеют хорошо развитую и более мощную крону.

В связи с тем, что в разных частях кроны листья имеют различную морфологическую и анатомическую структуру, особенно у светолюбивых пород, важно определение их количественного соотношения, от которого зависит суммарная величина фотосинтеза дерева. Однако установить это соотношение точно, особенно у крупномерных деревьев, не представляется возможным по двум причинам: во-первых, внешние морфологические признаки световых и теневых листьев не ярко выражены, во-вторых, невозможно подсчитать общее количество листьев кроны крупномерных деревьев без того чтобы не срубить дерево. Поэтому часто характеристику всей кроны дерева, т. е. его ассимиляционного аппарата дают лишь по образцам листьев, взятых с разных частей кроны.

Имея дело не с крупномерными деревьями, мы произвели подсчет числа листьев различных типов в кронах всех четырех опытных деревьев дуба. Материалы представлены в табл. 3. Листья в кроне дерева были условно разделены на три части: верхушечные — наиболее освещенные, периферические — относительно менее освещенные, листья из внутренней и из нижней, т. е. наиболее затененной части кроны. Листья верхушечной части кроны были условно отнесены к световым, периферической части — к переходным, а остальной части — к теневым. После подсчета оказалось, что общее количество световых и переходного типа листьев дуба, составляющих основную часть кроны, у деревьев, произрастающих на прореженных участках насаждений, несколько больше, чем у контрольных. Поэтому и количество ассимилируемой углекислоты у первых значительно больше. Эта разница составляет около 55 мг/час у деревьев, произрастающих на участках, прореженных коридорным способом и до 46 мг/час у деревьев на участках, прореженных верховым методом (табл. 3). Основной причиной пониженной фотосинтетической деятельности деревьев дуба на последнем участке мы считаем возрастное состояние насаждения, его относительную старость. В связи с этим следует указать, что дубравы, в которых проводились опытные работы, по происхождению являются порослевыми четвертого-пятого поколения, полученными от одних и тех же корней (Махатадзе, 1957).

Подавляющее большинство дубовых насаждений Грузии, и особенно в ее восточной части, В. З. Гулисашвили (1956) и Н. Н. Кецховели (1935) причисляются к числу малопроизводительных, деградированных. Указанными причинами следует объяснить то, что такие дубовые насаждения, произрастающие даже в хороших почвенно-климатических условиях, рано переходят в состояние стадийной старости, что проявляется в их обильном плодоношении, суховершинности и частичном отмирании некоторых деревьев.

Общая площадь деградированных дубовых насаждений в Грузии, по сведениям И. И. Чодришвили (1957), составляет 141 000 га. Кульминационная точка роста, т. е. пересечение кривых текущего и среднегодового прироста древесины, наблюдается в возрасте 40 лет.

Вышеизложенные данные дают нам основание полагать, что в деградированных дубовых молодняках Грузии целесообразно проводить рубки ухода до наступления

ЛИЦА 3

кроны деревьев в различных условиях произрастания

Общая площадь листьев (в м²)				Максимальное количество ассимилированного CO_2 в г/час на всю площадь листьев летом в полдень			
верхушечных	периферических в средней части кроны	во внутренних и нижних частях кроны	всего	верхушечных	периферических в средней части кроны	во внутренних и нижних частях кроны	всего
5.22	8.48	2.51	16.21	26.1	64.8	17.8	113.7
2.46	2.7	1.48	12.14	15.4	34.2	9.6	59.2
5.2	13.1	4.6	22.9	26.5	70.2	19.1	115.7
3.7	10.7	3.6	18.0	19.6	32.1	17.3	69.0

стадийной старости, т. е. в возрасте жердняка (25—30 лет), когда улучшение светового режима в древостоях дает более положительные результаты.

Считаем уместным подчеркнуть, что любые газометрические методы, в том числе и радиометрический, дают возможность установить закономерности изменения фотосинтеза, но определить с помощью величины фотосинтеза прирост древесины не представляется возможным. Поэтому результаты наших исследований показывают только характер изменений фотосинтеза, а также физиологические и анатомические изменения ассимиляционного аппарата насаждений в связи с рубками ухода. Эти данные позволяют судить о целесообразности тех или иных лесохозяйственных мероприятий, в частности, о различных способах и интенсивности рубок ухода, что очень важно с практической точки зрения.

Для определения же чистого прироста древесины нами применяются существующие таксационные методы.

Литература

Ахромейко А. И. (1958). Физиологическое обоснование повышения продуктивности лесов. Журн. лесн. хоз., 5. — Бобраков Л. Н. (1958). О повышении продуктивности лесонасаждений при рубках ухода в свежей дубраве. Журн. лесн. хоз., 7. — Бочкарев В. и др. (1953). Измерение активности источников бета- и гамма-излучений. — Бюллетень научно-технической информации. (1958). 5, Киев. — Верховская И. Н. и др. (1955). Метод меченых атомов в биологии. — Вознесенский В. Л. (1955). Количественное измерение интенсивности фотосинтеза при помощи радиоактивного изотопа углерода C^{14}. Бот. журн., 3. — Георгиевский Н. Л. (1958). Рубки ухода за лесом в предстоящие годы. Журн. лесн. хоз., 12. — Гулисашвили В. З. (1954). Стадийность в развитии древесных пород. Журн. Усп. совр. биол., XXXVIII, 3 (6). — Гулисашвили В. З. (1956). Горное лесоводство. — Заленский О. В. (1954). Фотосинтез растений в естественных условиях. — Заленский О. В. (1957). О взаимоотношениях между фотосинтезом и дыханием. Бот. журн., 11. — Заленский О. В., В. Л. Вознесенский, М. М. Пономарева, Т. П. Штанько. (1955). Влияние температуры на метаболизм углерода (C^{14}), поглощенного в процессе фотосинтеза. Бот. журн., 3. — Заленский О. В., О. А. Семихатова, В. Л. Вознесенский. (1955). Метод применения радиоактивного углерода C^{14} для изучения фотосинтеза. — Иванов Л. А. (1941а). Фотосинтез и урожай. Сб. работ по физиол. раст. памяти К. А. Тимирязева. — Иванов Л. А. (1941б). О закономерном распределении света в лесных ассоциациях. Бот. журн. СССР, 14. — Иванов Л. А. (1946). Свет и влага в жизни наших древесных пород. — Иванов Л. А., Н. Л. Коссович. (1930). О работе ассимиляционного аппарата древесных пород. Журн. Русск. бот. общ., 15, 3. — Казарян В. О., Л. Б. Махатадзе. (1955). О корреляционных связях между порослевыми побегами дуба в зависимости от возраста пня. — Кецховели Н. Н. (1935). Основные типы растительности Грузии (на грузинск. яз.). — Клечковский В. М. (1958). Изотопы и излучения в агрономии. В кн.: Физиоло-

гия растений. Агрохимия. Почвоведение. — Комар С. (1957). Радиоактивные изотопы в биологии и сельском хозяйстве. — Коновалов И. Н., Е. Н. Михалева. (1955). Опыт применения меченого углерода (C^{14}) для изучения физиологии приспособления растения к условиям среды. Бот. журн., 3. — Коновалов И. Н., Е. Н. Михалева, Ф. Л. Щепотьев, А. И. Побегайло. (1958). Применение радиоактивного углерода для изучения фотосинтеза у растений разных видов рода *Juglans* в связи с выращиванием их в новых условиях существования. В кн.: Физиология растений. Агрохимия. Почвоведение. — Коссович Н. Л. (1941). Физиологический анализ при рубках ухода. Журн. лесн. хоз., 10. — Коссович Н. Л. (1945). О фотосинтезе и его связи с приростом при сильном прореживании в лесных биоценозах. Тр. инст. физиолог. раст. им. К. А. Тимирязева, 4, 2. — Кузин А. М. (1954). Меченые атомы в исследованиях по сельскому хозяйству. — Курсанов А. Л. (1953). Значение изотопов и других новейших методов исследования в биологии для решения вопросов сельского хозяйства. Вестн. АН СССР, 12. — Курсанов А. Л. (1954). Меченые атомы в разработке научных основ питания растений. — Махатадзе Л. Б. (1957). Дубровы Армении. — Ничипорович А. А. (1952). Фотосинтез растений как фактор урожайности. Изв. АН СССР, 4. — Ничипорович А. А. (1955). Световое и углеродное питание растений (фотосинтез). — Ничипорович А. А. (1956). Фотосинтез и теория получения высоких урожаев. — Ничипорович А. А. (1958). О разнообразии продуктов фотосинтеза и о физиологическом его значении. В кн.: Физиология растений. Агрохимия. Почвоведение. — Ничипорович А. А. (1958). Фотосинтез и метод меченых атомов. Природа, 12. — Орленко Е. Г. (1956). Влияние освещенности на анатомическое строение и физиологическую деятельность листового аппарата дуба черешчатого. ДАН СССР, 106, 3. — Победов В. С. (1958). Интенсивность фотосинтеза у сосны обыкновенной в зависимости от развития. В сб. научн. работ по лесн. хоз., XII. — Семихатова О. А., Т. П. Штанько. (1955). Опыт использования C^{14} для изучения дыхательного обмена в условиях различной температуры. Бот. журн., 3. — Семихатова О. А., Г. В. Аркадьев. (1957). О новой конструкции манометрического прибора. Бот. журн., 4. — Тимирязев К. А. (1928). Солнечная энергия и ее использование растением. Научн. слово, 3. — Тимирязев К. А. (1937). Космическая роль растения. Собр. соч., 1. — Читашвили С. Ш. (1956). Лесоводственные свойства грабинника. Сообщ. АН Груз. ССР. — Чодришвили И. И. (1957). Лесное хозяйство Грузинской ССР за советский период. Журн. лесн. хоз., 9. — Щепотьев Ф. А., А. И. Побегайло. (1956). Использование меченых атомов в лесоводстве. Журн. Лесн. хоз., 1.

Институт лесного хозяйства
Академии наук
Грузинской ССР,
г. Тбилиси.

(Получено 29 VI 1962).

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Е. Л. Любарский

РОЛЬ ДЛИННОКОРНЕВИЩНЫХ ВИДОВ В СЛОЖЕНИИ ТРАВОСТОЯ В СВЯЗИ С ВЛАЖНОСТЬЮ ПОЧВЫ

Длиннокорневищные представляют собой наиболее обширную группу вегетативно-подвижных растений. Термин «вегетативно-подвижные растения» введен Г. Н. Высоцким (1915 г.) для обозначения растений, распространяющихся с помощью органов вегетативного возобновления и размножения. Нам кажется, следует конкретизировать этот термин в количественном отношении. Можно предложить называть вегетативно-подвижными такие растения, которые в нормальных, характерных для них условиях с помощью органов вегетативного возобновления и размножения перемещают вегетативно-дочерние побеги не менее чем на 3—5 см в год в стороны, обеспечивая в дальнейшем возможность их самостоятельного развития в качестве новой особи. Исходя из этого, в группу длиннокорневищных попадают все растения, размножающиеся (или только возобновляющиеся) вегетативно с помощью корневища, нарастающего (в характерных для данного вида условиях) в год в среднем не менее чем на 3—5 см в направлении, параллельном поверхности почвы. Этот количественный критерий длиннокорневищных травянистых растений, отражающий возможности освоения новой территории с помощью вегетативного возобновления и размножения, на наш взгляд, более приемлем, чем, например, критерий И. В. Борисовой (1960); последняя для травянистых двудольных растений степей Казахстана предлагает разграничение длиннокорневищных растений и короткокорневищных по величине плагиотропной части монокарпического побега (соответственно: короткокорневищные — 0.5—2 см и более, длиннокорневищные — 10 см и более). Во-первых, 10 см как величина прироста плагиотропного корневища монокарпического побега — явно завышенный предел для короткокорневищных растений, во-вторых, плагиотропный прирост монокарпического побега длиннокорневищных растений не всегда совпадает с годовым приростом их плагиотропного корневища (например, у луговых злаков), в-третьих, монокарпический побег вообще не обязательно является элементарным цельным звеном длиннокорневищного растения (например, у ландыша, моноподиальных растений).

Преимущественное распространение длиннокорневищных растений в более умеренных широтах (лесная, лесостепная зоны) было показано рядом исследователей (Высоцкий, 1915 г.; Казакевич, 1922; Серебряков, 1953; Зозулин, 1959, и др.). По И. Г. Серебрякову (1953), в таежной зоне длиннокорневищные растения составляют около 20—30% травянистых растений. Здесь же обильно представлены и другие вегетативно-подвижные формы. Л. Казакевичем (1922) и М. Г. Зозулиным (1959) показано, как в южных районах СССР резко уменьшается процент длиннокорневищных (и вообще вегетативно-подвижных растений) при переходе от лесных сообществ к степным.

Роль длиннокорневищных растений, однако, меняется и в различных естественных растительных сообществах в пределах лесной и лесостепной зоны. Основным определяющим фактором при этом выступает влажность почвы. Последнее видно, например, из приводимых ниже материалов. При этом следует отметить, что наши выводы в значительной степени носят ориентировочный характер, так как мы не располагаем точными количественными характеристиками экологических условий местообитаний сравниваемых ассоциаций (влажность почвы и т. п.).

Анализируя видовой состав ряда ассоциаций пойменных лугов Татарии (по работам Маркова, 1955 и Любарского, 1958а, 1958б), мы подсчитали, какой процент составляют вообще вегетативно-подвижные растения (ВП) и отдельно длиннокорневищные (Д). Рассматривались наиболее характерные ассоциации лугов, представленные большим количеством описаний. В поймах Волги и Камы (Марков, 1955) взяты 4 ассоциации лугов высокого уровня: Agrostideto (syreistschikowii)—Poetum (angustifoliae) caricosum praecocis, Poeto (angustifoliae) — Festucetum (sulcatae) steppo-herbosum, Alopecuretum pooso-herbosum, Varioherbetum adfluviale; 5 ассоциаций лугов среднего уровня: Brometum poosum angustifoliae, Brometum caricosum praecocis, Magnograminetum herbosum, Alopecureto-Brometum caricosum praecocis, Magnoherbetum alopecurosum; 7 ассоциаций лугов низкого уровня: Brometum phalaridosum, Phalaridetum bromosum, Phalaridetum purum, Alopecureto-Magnoherbetum caricoso (gracilis+vulpina)-heleocharidosum, Caricetum gracilis purum, Caricetum (vulpina+gracilis)-heleocharidosum, Caricetum vulpinae heleocharidosum. В пойме небольшой реки

Мёши (Любарский, 1958а, 1958б) взяты 3 ассоциации лугов приречной зоны (средний уровень): Brometum variograminosum, Poetum rumecosum, Festucetum (rubrae) plantaginosum и 3 ассоциации лугов внутренней зоны (низкий уровень): Brometum rumecosum, Deschampsietum ranunculosum, Agrostidetum (alba) variograminosum. Результаты исследований приведены в таблице.

Участие вегетативно-подвижных (ВП), в том числе длиннокорневищных (Д) видов в сложении пойменно-луговых травостоев

Пойма	Уровень	Средняя видовая насыщенность (на 100 кв м)	Среднее количество видов в ассоциации	Количество видов (в %): от числа всех видов, ВП	от числа всех видов, Д	от числа ведущих, ВП	от числа ведущих, Д	Количество ведущих видов (в % от числа всех видов ассоциации)
Волжско-Камская	Высокий	50	101	42.7	29.2	50.7	39.7	25
	Средний	42	84	47.9	32.8	60.9	46.1	31
	Низкий	31	61	60.2	39.9	77.9	57.9	24
Мёшинская	Средний	32	69	32.7	22.6	59.7	52.6	22
	Низкий	27	53	49.3	34.0	64.8	50.3	22

Как видим, вегетативно-подвижные виды в пойменных лугах Татарии составляют 30—60% видового состава, в том числе длиннокорневищные — 20—40%. Из 216 видов, слагающих все рассмотренные луговые ассоциации, 41.4% приходится на вегетативно-подвижные, в том числе 30.0% — на длиннокорневищные.

Экологические условия на лугах высокого, среднего и низкого уровней отличаются прежде всего и наиболее резко в отношении увлажнения почвы (продолжительность затопления полыми водами, глубина зеркала грунтовых вод и т. п.). В меньшей степени со снижением «уровня» лугов связано некоторое усиление глинистости наилка и обогащенности его гумусом. Таким образом, три уровня (высокий, средний и низкий) лугов — это прежде всего явный и резко ступенчатый, трехзначный экологический ряд по общему увлажнению почвы. Гораздо большие в общем отличия экотопов по механическому составу и гумусированности почвы чаще встречаются в пределах лугов одного и того же «уровня», но находящихся на разном удалении от реки. Мы сопоставляли луговые ассоциации, приуроченные к различным по механическому составу и содержанию гумуса почвам в пределах одного какого-либо уровня. При этом с изменением указанных факторов мы обычно не отмечали резких и направленных изменений количественного соотношения видов ассоциации по типу их вегетативной подвижности.

Из таблицы видно, что в экологическом ряду по общему увлажнению почвы (высокий → средний → низкий уровень) параллельно с уменьшением среднего количества видов, слагающих ассоциацию, и видовой насыщенности травостоя (на 100 кв. м) значительно увеличивается процент вегетативно-подвижных видов, в том числе процент длиннокорневищных видов. Среди ведущих видов луговых ассоциаций, играющих наиболее важную роль в сложении луговых травостоев, процент вегетативно-подвижных видов, в том числе длиннокорневищных, еще более высок и еще сильнее возрастает в рассмотренном экологическом ряду. В качестве ведущих видов нами выделялась приблизительно четверть видового состава ассоциации (см. таблицу); это виды 3—5-й степени постоянства (40—100%), имеющие обилие sp. и выше не менее, чем в трети всех описаний ассоциации.

Особенно резко повышается роль вегетативно-подвижных растений в прибрежно-водных и водных пойменных ассоциациях, где они составляют 80—95% всех видов, в том числе длиннокорневищные — 40—45%. Наряду с увеличением числа длиннокорневищных здесь сильно повышается процент подводных и надводных ползучих растений. Приводимые данные получены при рассмотрении работы М. В. Маркова, В. Беляевой, Н. К. Поповой (1955).

Аналогичная картина (как и в пойменных лугах) наблюдается и при рассмотрении травяного покрова древесно-кустарниковых сообществ пойм Волги и Камы в пределах ТАССР (по работе Маркова, Фирсовой, 1955). Здесь также намечается усиление роли вегетативно-подвижных видов, в том числе длиннокорневищных, в возрастающих экологических рядах по влажности почвы. Так, в рядах: Salicetum viminalis bromosum → S. v. phalaridosum → S. v. menthosum; Salicetum triandrae phalaridosum → → Salicetum cinerea caricosum и Ulmetum laevis bromosum → U. l. varioherbosum процент ВП меняется от 50—55 до 63—65, а процент Д — от 32—35 до 42—48. В ряду Quercetum roboris substepposum → Q. r. magnoherboso-bromosum соответственно процент ВП возрастает от 41 до 54 и Д — от 29 до 38.

То же самое мы отмечаем и для травяного покрова материковых лесов Закамья ТАССР (Марков, 1935, 1939). Здесь в возрастающих экологических рядах по влаж-

ности почвы в лиственных лесах (Quercetum stepposum → Betuleto-Quercetum substepposum → Tilieto-Quercetum aegopodiosum → Betuleto-Tremuletum aegopodiosum → Tilietum aegopodiosum) процент ВП и Д в травостое изменяется так: ВП=25.3 → 29.7 → 41.5 → 43.1 → 50.2; Д=18.1 → 22.0 → 31.3 → 31.8 → 41.4. В хвойных лесах (Pinetum declivo-substepposum → P. declivo-herbosum) происходят сходные сдвиги: ВП=30.3 → 42.2; Д=23.0 → 36.8. Процент ВП и Д среди ведущих видов изменяется следующим образом: в лиственных лесах ВП=35.4 → 50.0 → 68.7 → 76.4 → 77.0; Д=29.0 → 33.3 → 56.2 → 64.7 → 61.6; в хвойных лесах ВП=57.0 → 75.0; Д=50.0 → 50.0.

Леса в лесостепи удобно сравнивать в более контрастных экологических рядах по особенностям увлажнения почвы, потому они и привлекли наше внимание в связи с наметившимися выводами для пойменных лугов. В данном случае намеченные экологические ряды обратны рядам по степени остепнения; заметно колеблясь по напряженности других экологических факторов, они в значительной степени сопряжены и с нисходящими экологическими рядами по активному богатству почвы минеральными питательными веществами.

Изложенный выше материал приводит нас к выводу, что во всех случаях участие (в %) длиннокорневищных (и вообще всех вегетативно-подвижных) видов в сложении травостоя увеличивается в возрастающем экологическом ряду по общему увлажнению почвы. Однако, строя такой ряд, мы всегда игнорировали многие другие особенности местообитания, и прежде всего богатство почвы. А колебания напряженности других факторов (помимо влажности) в наших возрастающих экологических рядах по общему увлажнению почвы бывают довольно значительны. С другой стороны, помимо колебаний напряженности других экологических факторов, иногда в наших экологических рядах наблюдаются более или менее направленные изменения напряженности отдельных факторов. Так, например, возрастание общего увлажнения в экологическом ряду для пойменных лугов в какой-то (хотя и не всегда в большой) степени сопровождается увеличением богатства почвы. Наоборот, в лесах Закамья возрастание богатства почвы обычно связано в какой-то степени с процессом остепнения и уменьшением степени увлажнения почвы.

Все эти факты еще больше подчеркивают ведущее и в значительной степени независимое от напряженности других факторов значение общего увлажнения почвы в изменении участия и роли вегетативно-подвижных видов в травостое естественных ассоциаций лесной и лесостепной зон.

Почти полное отсутствие длиннокорневищных (и вообще вегетативно-подвижных) видов в сухих степях и, наоборот, более сильное, чем на сырых лугах, преобладание их в мелководьях озер еще более подчеркивают правильность приведенных соображений.

Таким образом, увеличение общего увлажнения почвы в лесной и лесостепной зонах, сокращая экологический объем местообитаний и видовую емкость связанных с ними ассоциаций, увеличивает в то же время участие (в %) длиннокорневищных видов в сложении травостоя.

Поскольку длиннокорневищные составляют основу всей группы вегетативно-подвижных видов и поскольку участие других вегетативно-подвижных видов меняется весьма по-разному, можно считать, что сделанный вывод распространяется на группу вегетативно-подвижных видов в целом. Об этом свидетельствует и приведенный цифровой материал. При более сильном увлажнении в сложении травостоя явно повышается также роль наземноползучих растений (а затем подводных и надводных ползучих растений).

Литература

Борисова И. В. (1960). Основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений степных фитоценозов Северного Казахстана. Бот. журн., 1. — Зозулин Г. М. (1959). Подземные части основных видов травянистых растений и ассоциаций плакоров средне-русской лесостепи в связи с вопросами формирования растительного покрова. Тр. Центр.-черноземн. заповедн., 5. — Казакевич Л. (1922). Материалы к биологии растений Юго-Востока России. Изв. Саратовск. обл. с.-х. опытн. ст., 3, 3—4. — Любарский Е. Л. (1958а). Луга в пойме реки Мёши. Уч. зап. Казанск. унив., 118, 1. — Любарский Е. Л. (1958б). Луга в пойме реки Мёши. Диссерт. Бот. инст. АН СССР, Л. — Марков М. В. (1935). Лес и степь в условиях Закамья. Уч. зап. Казанск. унив., 95, 7, 2. — Марков М. В. (1939). Лес и степь в условиях Закамья. Ч. 2. Хвойные леса. Уч. зап. Казанск. унив., 99, 1. — Марков М. В. (1955). Флора и растительность пойм рек Волги и Камы в пределах Татарской АССР. Ч. 1. Уч. зап. Казанск. унив., 115, 1. — Марков М. В., В. Беляева, Н. К. Попова. (1955). Растительность водоемов пойм рек Волги и Камы в пределах Татарской АССР. Уч. зап. Казанск. унив., 115, 5. — Марков М. В., М. И. Фирсова. (1955). Древесно-кустарниковая растительность пойм рек Волги и Камы в пределах ТАССР. Уч. зап. Казанск. унив., 115, 5. — Серебряков И. Г. (1953). Проблемы морфологии вегетативных органов покрытосеменных. Автореф. докторск. диссерт. М.

Казанский
государственный университет.

(Получено 27 III 1961).

Э. С. Терехин

РАЗВИТИЕ СЕМЯПОЧКИ И ЖЕНСКОГО ГАМЕТОФИТА У *PYROLEAE* И *MONOTROPEAE*

С 5 таблицами рисунков

Недавно Пальсер (Palser, 1961) показала, что эмбриология *Ericales*, несмотря на наличие известного числа хорошо выраженных, свойственных только этому порядку эмбриональных признаков, совсем не столь однородна, как это раньше предполагали. К двенадцати признакам, общим для всех представителей порядка (Maheshwari, 1950), она добавила еще шесть. Однако, это не изменило существующего мнения о том, что *Ericales* в эмбриологическом отношении изучены явно недостаточно, чтобы можно было решиться на далеко идущие филогенетические заключения. В настоящей работе представлены результаты изучения развития семяпочек, макроспорогенеза и развития зародышевого мешка у некоторых паразитных групп растений из сем. *Ericaceae* DC.

Материал и методика

Сборы необходимого для исследования материала проводились в лесах Ленинградской области. Материал по американским вертляницевым был любезно предоставлен д-ром Г. Копландом (Калифорния, США). Изучены семяпочки следующих видов: *Pyrola rotundifolia* L., *P. minor* L., *P. media* (L.) Sw., *P. chlorantha* (L.) Sw., *Ramischia secunda* (L.) Garcke (европейская и американская формы), *Chimaphila umbellata* (L.) Nutt., *Ch. menziesii* Spreng. и *Moneses uniflora* (L.) Gray (представляющие все четыре рода грушанок), а также *Monotropa hypopitys* L., *M. uniflora* L., *Allotropa virgata* Torr., *Pterospora andromedea* Nutt., *Pleuricospora fimbriolata* Gray, *Pityopus californica* Eastwood и *Sarcodes sanguinea* Torr. (т. е. шесть из 10, по Андресу или 11 по Копланду родов вертляниц). Срезы брались толщиной в 10—15 μ. Для окраски употреблялись гематоксилин Гайденгайна с подкраской оранж Ж и фуксин (по Фёльгену) с подкраской лихт-грюн.

Результаты исследований

В развитии семяпочек у всех изученных видов обнаружено весьма значительное сходство. Это позволяет дать общее описание развития семяпочки у грушанок и вертляниц, особо отмечая модификации в строении и развитии семяпочек тех видов, у которых они обнаружены. В условиях Ленинградской области в середине мая в завязи грушанок можно наблюдать образование плаценты. В меристеме морфологически обособившихся бугорков плодолистиков начинают преобладать деления клеток в радиальном и тангентальном направлениях. В одном из внутренних упорядоченных клеточных слоев, образовавшихся в результате периклинальных делений, антиклинальные деления проходят особенно часто, вследствие чего интенсивность роста клеток этого слоя заметно снижается. Различия в скорости роста клеток двух соседних слоев приводят к образованию между ними разрыва (пазухи). Эта «пазуха» — граница, отделяющая стенку завязи от плаценты (табл. I, *1*).

После разделения плаценты и стенки завязи антиклинальные деления значительно интенсифицируются также и в субэпидермальном слое. Клетки этих сестринских слоев (эпидермального и субэпидермального) значительно отличаются от остальных клеток плаценты. На продольном срезе они имеют форму прямоугольников вытянутых в радиальном направлении. Цитоплазма этих клеток значительно более густая по сравнению с цитоплазмой клеток внутренней ткани плаценты и не имеет заметной вакуолизации.

Наши наблюдения над процессами, происходящими в тканях плаценты в период возникновения семяпочек, во многом согласны с данными Коха (Koch, 1882), который изучал формирование семяпочек у *M. hypopitys*. Несколько клеток эпидермального слоя плаценты (в средней ее части) начинают энергично делиться радиальными стенками, образуя на поверхности плаценты протуберанец. Внутри протуберанца образуется полость, заполненная сильно разросшейся клеткой субэпидермального слоя (табл. I, *2* и табл. II, *1*). Разросшаяся субэпидермальная клетка внутри зачатка семяпочки начинает усиленно делиться, образуя нуцеллярную ткань семяпочки (табл. I, *3*). Через некоторое время синхронность делений клеток бугорка семяпочки нарушается и вершина ее начинает изгибаться. С началом этого процесса совпадает дифференциация в субэпидермальном слое нуцеллуса археспориальной клетки (табл. I, *4* и табл. II, *2*). По данным Коха (1882) и Х. Ю. Руденко (1947, для *P. rotundifolia*), археспориальная клетка прямо развивается в макроспороцит. Оливер (Oliver, 1891) нашел, однако, что в семяпочках *Sarcodes sanguinea* археспориальная клетка до своего превращения в макроспороцит отделяет две париетальные клетки. Его дан-

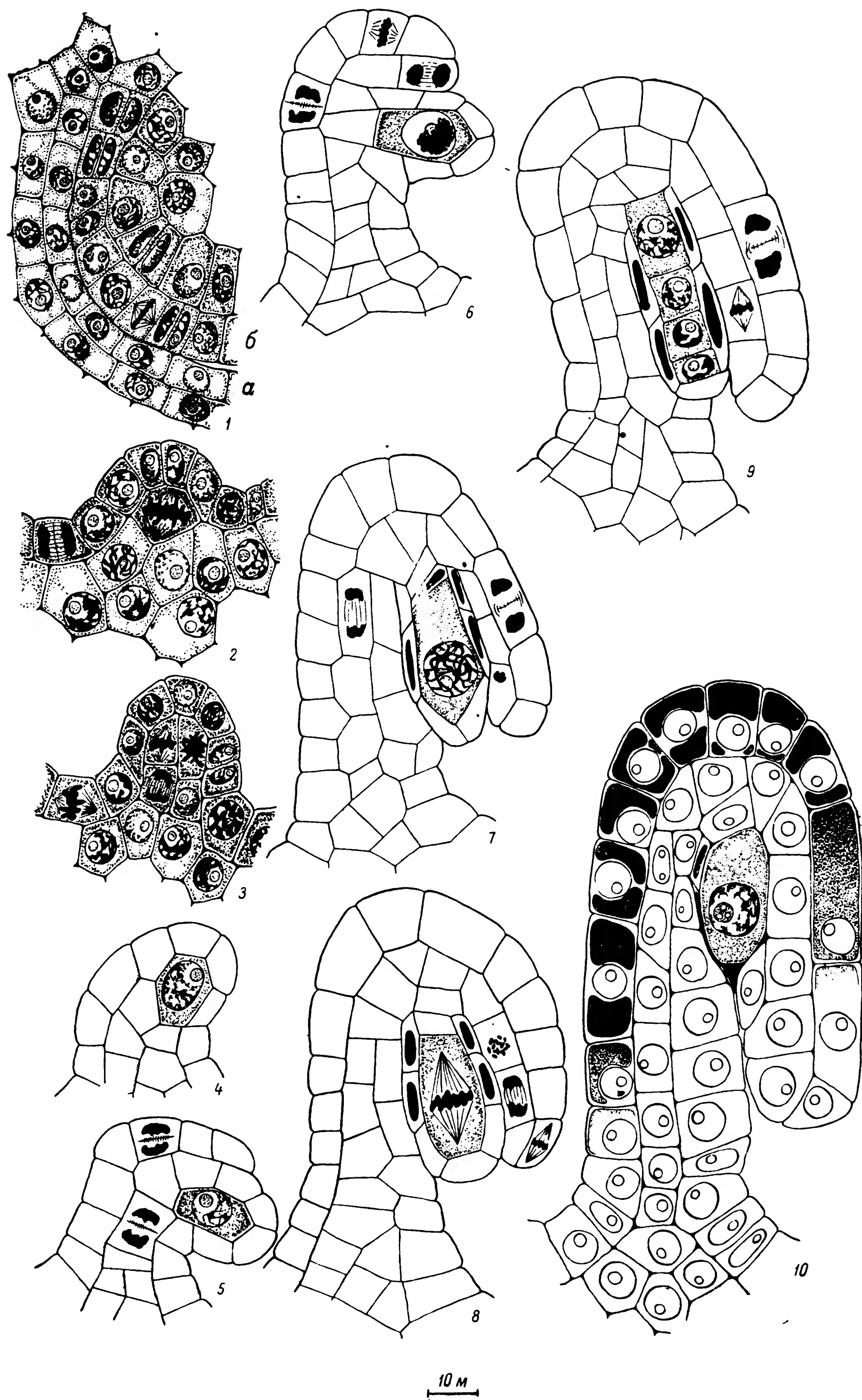


Таблица I

Развитие семяпочки *Ramischia secunda* (L.) Garcke (до образования макроспор). *1* — дифференциация плаценты: *а* — стенка завязи; *б* — плацента; *2—9* — возникновение и развитие семяпочки; *10* — накопление дубильных веществ в клетках наружного слоя интегумента в семяпочках *Chimaphila umbellata* (L.) Nutt.

ные подтвердил для этого же вида Копланд (Copeland, 1933). В семяпочках всех изученных нами видов грушанок и вертляниц археспориальная клетка прямо превращается в макроспороцит. Зачастую две клетки нуцеллуса, прикрывающие макроспороцит со стороны микропиле, по внешнему виду значительно отличаются от остальных

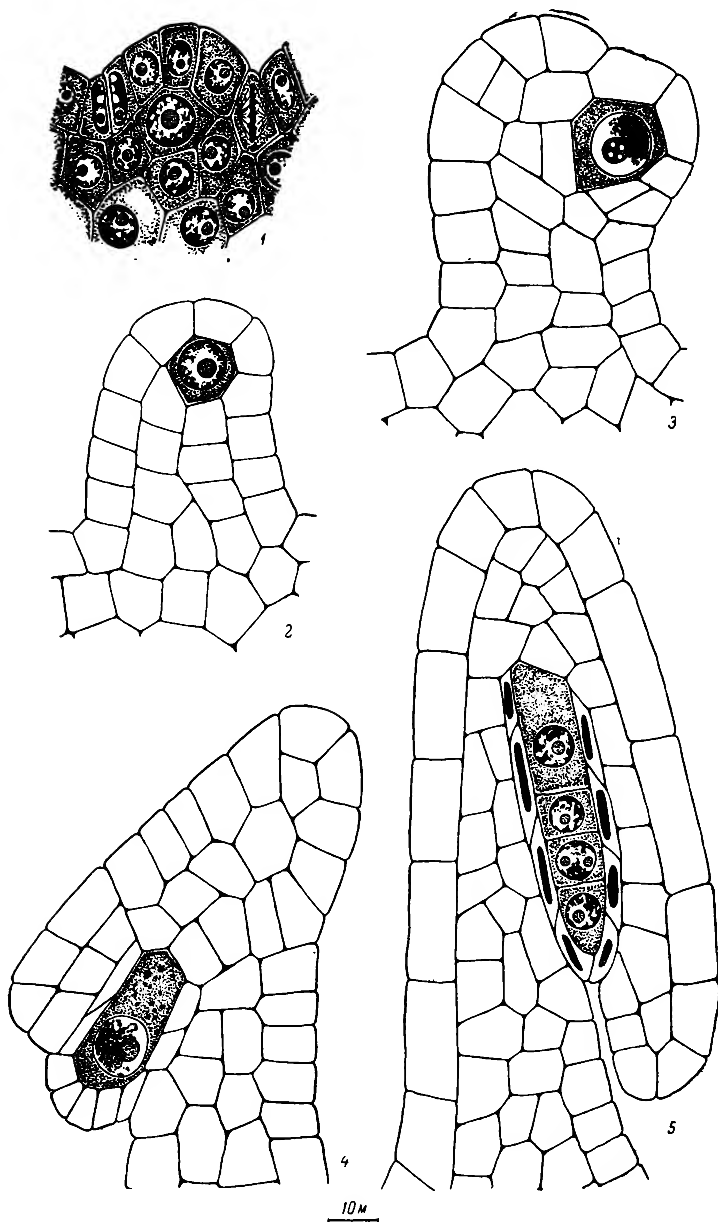


Таблица II

Развитие семяпочки *Monotropa hypopitys* L. (до образования макроспор).

клеток, так что на определенных этапах развития их легко можно принять за париетальные клетки археспория. Вероятно, по этой причине в наблюдениях Оливера и Копланда и была допущена ошибка. Очень скоро вслед за выделением археспориальной клетки из общей ткани нуцеллуса на внешней стороне сгиба семяпочки дифференцируется интегумент, возникающий в результате периклинальных делений группы эпидермальных клеток. Затем следуют как периклинальные, так и антиклинальные деления, но последние явно преобладают, так что интегумент быстро растет в длину, охватывая вершину семяпочки (табл. I, *5—9* и табл. II, *3—5*). С внутренней стороны

изгиба интегумент часто морфологически почти не выражен, по-видимому, по причине ранней анатропности семяпочек.

Еще Гофмейстер (Hofmeister, 1849) отмечал, что у *Pyrola* и *M. hypopitys* сосудистый пучок в семяпочку не входит. Собственно нуцеллус в семяпочках грушанок и вертляниц отсутствует: с каждой стороны макроспороцита имеется лишь один эпидермальный слой его клеток. Как указывает Магешвари (Maheshwari, 1950), в крассинуцеллятных семяпочках покрытосеменных нуцеллус начинает частично разрушаться ко времени созревания зародышевого мешка. У тенуинуцеллятных форм разрушение ткани нуцеллуса начинается несколько раньше. В лишенных проводящей системы и весьма бедных питающими тканями семяпочках грушанок и вертляниц разрушение эпидермального слоя нуцеллуса начинается уже на поздних стадиях профазы макроспороцита (табл I, *7*). Его рассасывание заканчивается примерно в то время, когда вокруг быстро растущего зародышевого мешка организуется новая питающая система —эндотелий (интегументальный тапетум).

В период подготовки ядра макроспороцита к мейотическому делению отклонений от обычного хода развития в ядре макроспороцита не обнаружено. Наиболее четко визуально наблюдаемые предмейотические преобразования в ядре макроспороцита нам удалось проследить на примере *Pyrola minor* (табл. III, *1—8*).

Ядро в растущей клетке макроспороцита сдвинуто, как правило, к микропилярному полюсу клетки. В ядре видны одно или два относительно крупных ядрышка. Очень отчетливо мы наблюдали картины постсинаптического периода профазы: разворачивание синаптического клубка в нить, клубневидные утолщения на отдельных ее участках и обособление этих утолщений в отдельные хромосомы.

Смещение ядра макроспороцита к его микропилярному полюсу обусловлено, как полагает Е. Н. Герасимова-Навашина (1954), разностью физиологических условий в направлении продольной оси семяпочки. Смещение ядра вызывает в свою очередь неравномерное деление макроспороцита при образовании диады. И. Д. Романов (1955) указал, что смещение первой перегородки в мейозе и соотношение продольной и поперечной осей макроспороцита являются основными факторами, определяющими форму тетрады макроспор, поскольку мейотические деления подчиняются общей закономерности клеточных делений (правило Гофмейстера-Гертвига): клетки делятся перпендикулярно их наибольшему измерению. Наши наблюдения над редукционным делением макроспороцитов в семяпочках грушанок и вертляниц вполне согласуются с заключениями Романова: удлиненные макроспороциты *M. hypopitys*, например, всегда формируют тетрады только линейного типа; напротив, у грушанок встречаются как линейные, так и Т-образные тетрады, поскольку у последних соотношение продольных и поперечных осей макроспороцита значительно меньше, чем у *M. hypopitys* (табл. I, *9*; табл. II, *5* и табл. III, *11—17*). У всех изученных видов в результате редукционного деления образуются четыре макроспоры. Данные Страсбургера (Strasburger, 1878), Коха (1882), Оливера (1891) и Самуэльсона (Samuelsson, 1913), свидетельствовавших об образовании в семяпочках грушанок и вертляниц всего трех макроспор, не подтвердились.

Как мы упоминали выше, разрушение нуцеллуса вокруг макроспороцита начинается уже на стадии поздней профазы. Особенно интенсивно рассасывание нуцеллуса происходит в период формирования макроспор. Вскоре после сформирования тетрады макроспор три микропилярные макроспоры разрушаются (табл. IV, *1* и *11*). По-видимому, пластические вещества исчезающих клеток нуцеллуса и микропилярных макроспор используются главным образом развивающейся халазальной макроспорой, на что впервые было четко указано в работе М. С. Навашина, Н. С. Герасимовой-Навашиной и М. С. Яковлева (1952).

Интересно отметить характер накопления дубильных веществ в клетках внешнего слоя интегумента в семяпочках грушанок и вертляниц. Накопление этих веществ начинается одновременно с началом развития зародышевого мешка. Процесс накопления происходит довольно интенсивно. Заполнение клеток дубильными веществами начинается с халазального конца семяпочки. В клетках, заполненных дубильными веществами, деления прекращаются, но сохраняется их способность к быстрому и значительному росту (табл. I, *10*). Создается впечатление, что дубильные вещества расходуются в дальнейшем на построение мощных оболочек клеток внешнего слоя интегумента, которые впоследствии становятся оболочкой семени.

Предшествующими исследованиями было показано, что зародышевый мешок в семяпочках некоторых грушанок и вертляниц развивается по нормальному (*Polygonum*) типу (Strasburger, 1878, 1880; Koch, 1882; Oliver, 1891; Samuelsson, 1913; Copeland, 1933, 1937, 1941, 1947; Doyel a. Goss, 1941; Руденко, 1947). Эти данные мы можем распространить также и на все другие взятые в исследование виды.

Почти одновременно с разрушением микропилярных макроспор в халазальной макроспоре наблюдается усиленная вакуолизация. Вакуоли обычно занимают оба (халазальный и микропилярный) полюса растущей макроспоры, но иногда усиленная вакуолизация наблюдается только в ее халазальном конце. Ядро занимает в клетке центральное положение. Начиная с двуклеточной стадии развития женского гаметофита, ядра перемещаются к его полюсам, а вакуоль, вплоть до ранней восьмиклеточной стадии, располагается в центральной части гаметофита (табл. IV, *4—9* и *12—14*). На начальных стадиях развития зародышевого мешка можно наблюдать его интен-

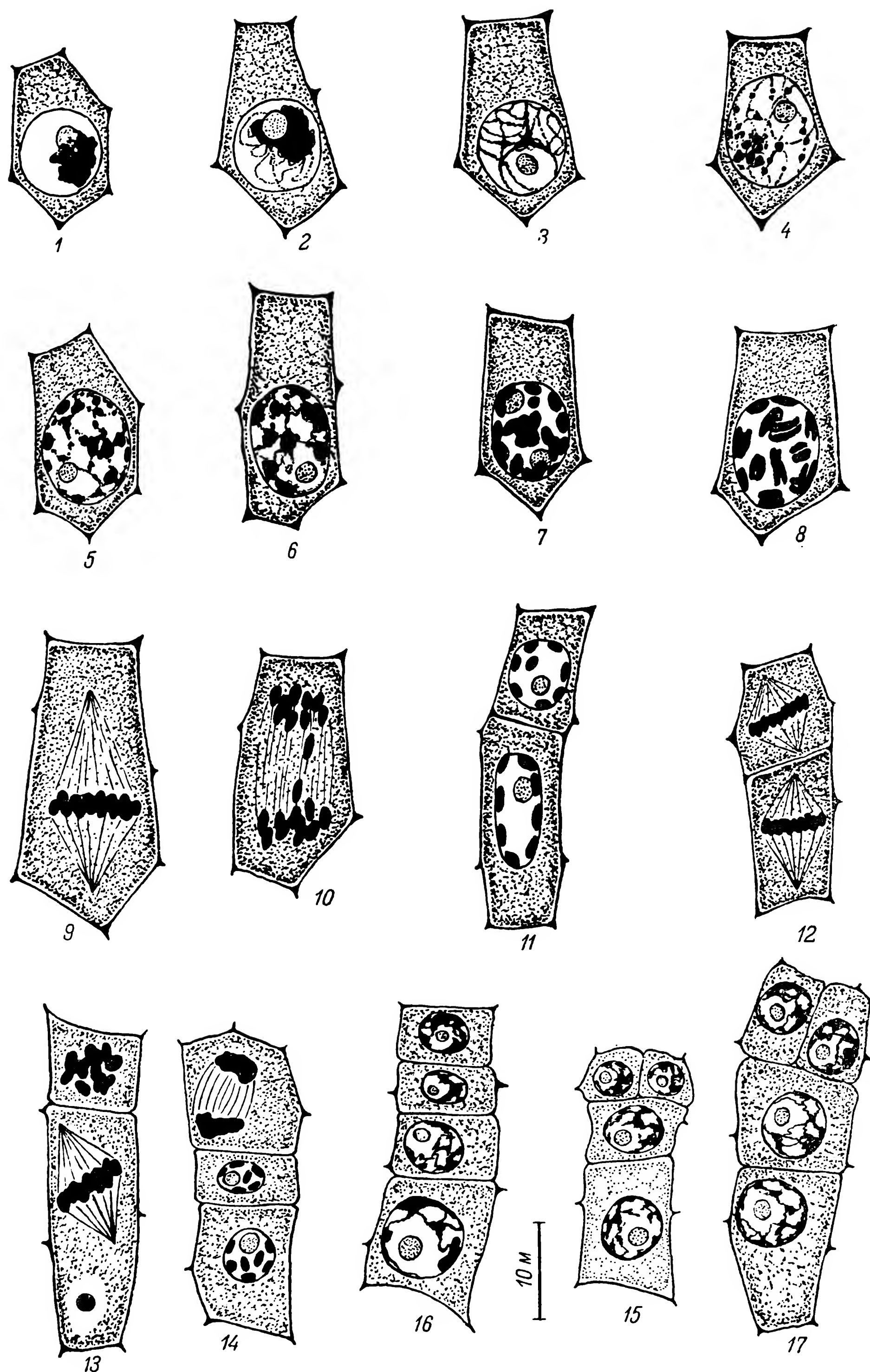


Таблица III

Макроспорогенез у *Pyrola minor* L., *Ramischia secunda* (L.) Garcke и *Chimaphila umbellata* (L.) Nutt. *1—11* — профаза и первое мейотическое деление макроспороцита *P. minor*; *12—15* — второе деление макроспороцита и форма тетрады макроспор у *R. secunda*; *16—17* — форма тетрады макроспор у *Ch. umbellata*.

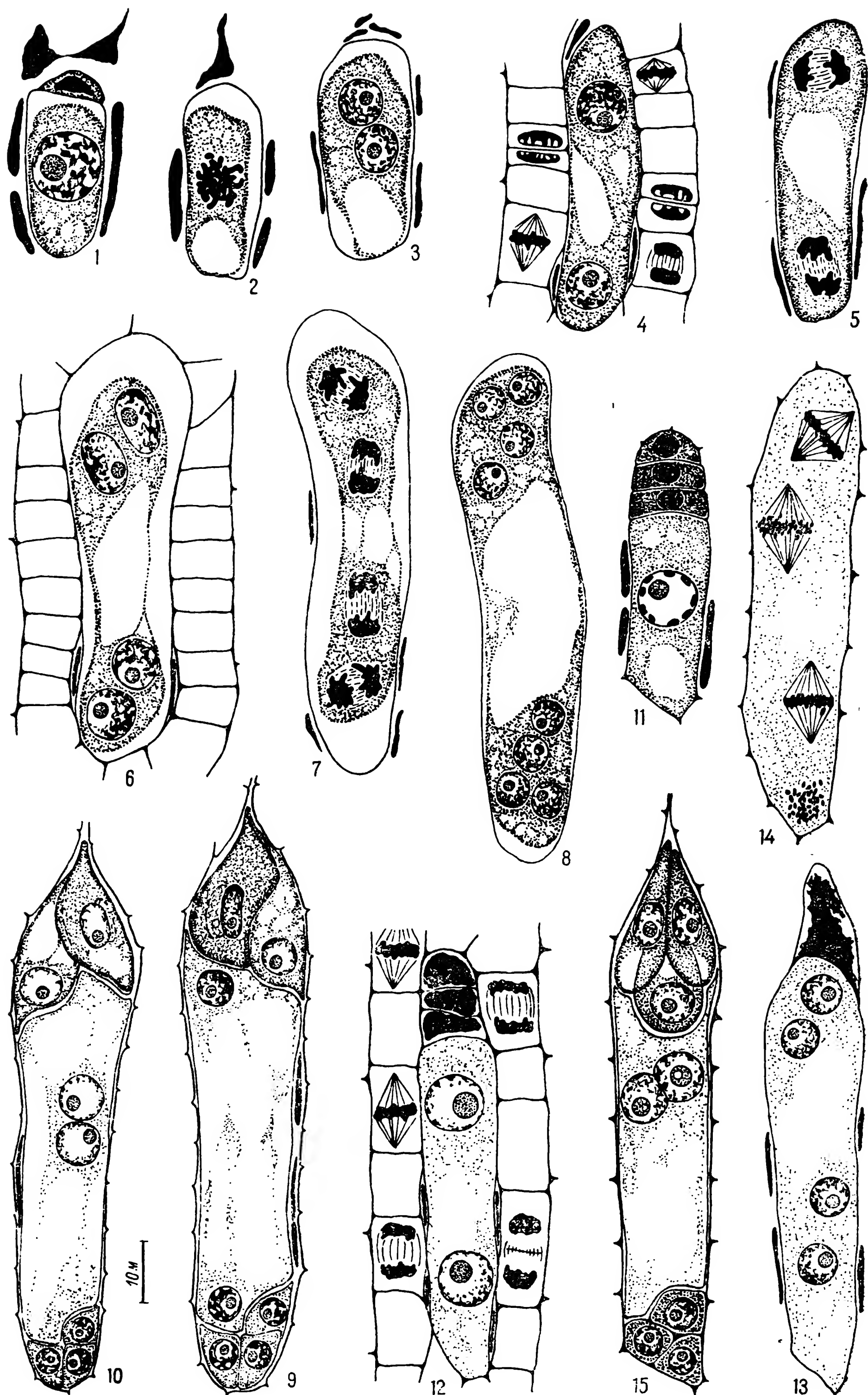


Таблица IV

Развитие зародышевого мешка *Ramischia secunda* (L.) Garcke и *Monotropa hypopitys* L.
1—10 — R. secunda; 11—15 — M. hypopitys.

сивный рост, особенно в направлении продольной оси семяпочки. Со временем окончательного исчезновения эпидермиса нуцеллуса и микропилярных макроспор совпадает начало формирования новой питающей системы — интегументального тапетума (эндотелия). К стадии двуядерного зародышевого мешка клетки внутреннего слоя интегумента, усиленно делясь антиклинальными перегородками, создают вокруг боковых сторон зародышевого мешка столбчатую ткань — эндотелий; наиболее вероятное значение последней — проведение питательных веществ от интегумента к гаметофиту. По-видимому, положение эндотелия обусловливает размещение вакуоли в центральной части гаметофита (табл. IV, *4* и *12*). Деление ядер в гаметофите происходит почти синхронно, оси веретен деления стремятся расположиться перпендикулярно друг другу.

С образованием восьми ядер рост гаметофита резко замедляется, в нем происходят структурные преобразования, в результате которых формируется семь клеток: яйцеклетка, две синергиды, центральная клетка с двумя полярными ядрами и три антиподы. Полярные ядра могут сливаться или остаются разделенными к моменту оплодотворения, что зависит, вероятно, от соотношения скорости развития зародышевого мешка, времени опыления и скорости роста пыльцевых трубок.

Семяпочки грушанок и вертляниц имеют следующие общие для всех изученных видов черты развития: одноклеточный археспорий, прямо развивающийся в макроспороцит; однослойный нуцеллус, исчезающий на самых ранних этапах развития гаметофита; четыре макроспоры, три из которых (микропилярные) разрушаются; грушевидной формы зародышевый мешок, развивающийся по нормальному типу; один интегумент, возникающий на наружной стороне сгиба семяпочки в результате периклинальных делений клеток эпидермиса (внутренний слой клеток интегумента формируется в типичный эндотелий).

Варьирующие признаки: размеры семяпочек и степень их анатропности, форма тетрады макроспор, число слоев интегумента, наличие или отсутствие разрастания интегумента на халазальном конце семяпочки (табл. V, *1—8*).

У всех изученных видов грушанок, а также у *Monotropa* и *Allotropa* интегумент двуслойный, у остальных видов — трехслойный; анатропность сильно варьирует, у *Pityopus* (табл. V, *8*) семяпочки почти гемитропны; у *Monotropa* и *Pterospora* (табл. V, *6*, *7*) отмечено разрастание внешнего слоя интегумента на халазальном конце семяпочки.

Многие из описанных здесь черт развития семяпочек грушанок и вертляниц соответствуют таковым у других членов порядка *Ericales*: развитие женского гаметофита по нормальному типу из одной археспориальной клетки, которая прямо развивается в макроспороцит; наличие рано исчезающего однослойного нуцеллуса; наличие одного только интегумента с ясно выраженным эндотелием, анатропность семяпочек. Различия прослеживаются главным образом в числе слоев интегумента.

Проведенное нами ранее изучение развития эндосперма и зародыша грушанок и вертляниц, а также изучение экологии этих растений (Терехин, 1962а, 1962б, 1962в) в совокупности с результатами настоящего исследования, позволяет сделать некоторые выводы относительно филогенетического положения и структуры группы *Pyroleae—Monotropeae*.

Грушанки и вертляницы, группа вторичного происхождения, дифференцировавшаяся в пределах семейства *Ericaceae* на основе перехода к паразитному образу жизни. Данных для более или менее точного определения происхождения этих растений от той или другой группы *Ericaceae* пока что недостаточно. На примере грушанок и вертляниц хорошо видно, что систематическая ценность тех или иных эмбриональных признаков весьма различна. Форма тетрады макроспор, определяемая внутренними условиями развития семяпочки и варьирующая в пределах вида — признак, не имеющий систематической ценности. Уменьшение диапазона распространения признака указывает на его более явственную связь с экологией той или другой группы растений. Например, сокращение числа слоев интегумента у грушанок и вертляниц по сравнению с другими *Ericaceae* связано с переходом этих растений к паразитизму. Этот признак пригоден для различения некоторых подгрупп среди грушанок и вертляниц, однако ценность его при попытках доказать близость или, наоборот, удаленность грушанок и вертляниц от остальных *Ericaceae* весьма незначительна. С другой стороны, наличие в семяпочках грушанок и вертляниц только одного интегумента является очень важным свидетельством (конечно, в совокупности с другими признаками) в пользу включения этих растений в порядок *Ericales*.

Основываясь на результатах сравнительно-эмбриологического анализа (Терехин, 1962а, 1962б, 1962в и настоящее исследование), структуру паразитного подсемейства *Monotropoideae* можно представить следующим образом:

1. Зародыш и эндосперм 30—40-клеточные. В зародышах хорошо различимы апикальная и корневая зоны. Интегумент из трех слоев.

Триба: *Pterosporeae* (*Pterospora*, *Sarcodes*, *Pleuricospora*, *Pityopus?*).

2. Зародыш и эндосперм 30—40-клеточные. В зародышах хорошо различимы апикальная и корневая зоны. Интегумент двуслойный.

Триба: *Pyroleae* (*Ramischia*, *Chimaphila*, *Pyrola*, *Moneses*).

3. Недифференцированный зародыш состоит всего из 3—5 клеток, эндосперм из 9—10 клеток. Интегумент двуслойный.

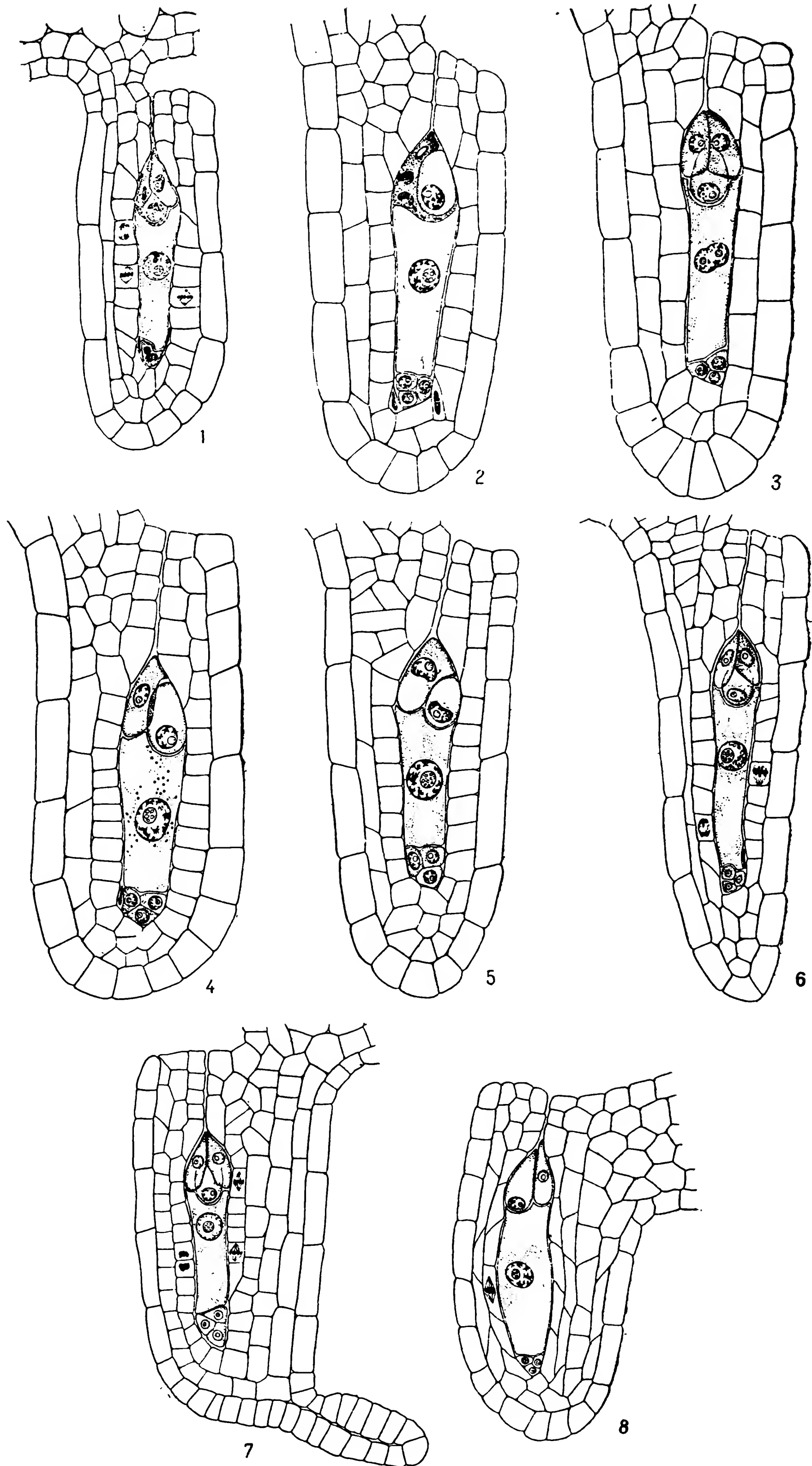


Таблица V

Строение зрелых семяпочек у некоторых грушанок и вертляниц. *1 — Ramischia secunda* (L.) Garcke; *2 — Chimaphila umbellata* (L.) Nutt.; *3 — Ch. menziesii* (L.) Spreng.; *4 — Pyrola minor* L.; *5 — Moneses uniflora* (L.) Gray; *6 — Monotropa hypopitys* L.; *7 — Pterospora andromedea* Nutt.; *8 — Pityopus californica* Eastwood

Триба: *Monotropeae* (*Monotropa*, *Allotropa* и, по-видимому, все остальные роды вертляниц).

За руководство и постоянное внимание к моей работе приношу глубокую благодарность проф. М. С. Яковлеву.

Литература

Герасимова-Навашина Е. Н. (1954). Двойное оплодотворение. Его природа и происхождение. Диссерт. Бот. инст. АН СССР, Л. — Навашин М. С., Е. Н. Герасимова-Навашина, М. С. Яковлев. (1952). О роли неклеточного живого вещества в процессе воспроизведения у растений. Изв. АН СССР, сер. биолог., 5. — Романов И. Д. (1955). Опыт причинного анализа форм тетрад макроспор. Тез. Совещ. эмбриологов в Ленинграде. — Руденко Х. Ю. (1947). Макроспорогенез у *Pyrola rotundifolia*. Научн. зап. Ужгородск. унив., 1. — Терехин Э. С. (1962а). Развитие эндосперма и характер роста зиготы у европейских грушанок. Бот. журн., 2. — Терехин Э. С. (1962б). Влияние некоторых экологических факторов на развитие эмбриональных структур *Pyroleae—Monotropeae*. Бот. журн. 4. — Терехин Э. С. (1962в). О развитии зародышей у грушанок и вертляниц. Бот. журн., 12. — Andres H. (1914). Pirolcen-Studien. Verhandl. bot. Vereins. Prov. Brandenburg, 56. — Copeland H. F. (1933). The development of seeds in certain *Ericales*. Amer. Journ. Bot., 20. — Copeland H. F. (1937). The reproductive structure of *Pleuricospora*. Madroño, 4. — Copeland H. F. (1941). Further studies on *Monotropoideae*. Madroño, 4. — Copeland H. F. (1947). Observation on the structure and classification of the *Pyroleae*. Madroño, 3. — Doyel R. E. a. L. M. Goss. (1941). Some details of the reproductive structures of *Sarcodes*. Madroño, 6. — Hofmeister W. (1849). Die Entstehung des embryo der Phanerogamen. Jahrb. f. wiss. Bot. — Koch L. (1882). Die Entwicklung des Samens von *Monotropa Hypopitys* L. Jahrb. f. wiss. Bot., 13. — Maheshwari P. (1950). An introduction to the Embryology of Angiospermen. — Oliver F. W. (1891). On *Sarcodes sanguinea*. Annals of Bot., 4. — Palser B. F. (1961). Some aspects of embryology in the *Ericales*. Recent advances in bot., 1. — Samuelsson G. (1913). Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger Bicornes-Typen. Ein Beiträge zur Kenntnis der systematischen Stellung der Diapensiaceen und Empetraceen. Svensk. bot. Tidskrift., 7. — Strasburger E. (1878). Ueber Befruchtung und Zelltheilung. — Strasburger E. (1880). Zellbildung und Zelltheilung

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 9 XI 1962).

Н. Л. Фельдман и И. Е. Каменцева

ТЕПЛОУСТОЙЧИВОСТЬ И ХОЛОДОУСТОЙЧИВОСТЬ КЛЕТОК ЛИСТА ЖЕЛТОГО ГУСИНОГО ЛУКА НА РАЗНЫХ ФАЗАХ РАЗВИТИЯ

С 1 рисунком

Чувствительность растительных клеток к высоким и низким температурам не остается постоянной в течение жизни растения. Колебания чувствительности могут быть вызваны непосредственным воздействием факторов внешней среды — холодовой и тепловой закалкой (Туманов, 1940; Levitt, 1956, 1958; Александров, Лютова и Фельдман, 1959; Александров и Язкулыев, 1961, и др.). Кроме того, чувствительность может изменяться и под влиянием внутренних причин, связанных с ростом, прохождением той или иной фазы развития и пр. (Туманов, 1940; Васильев, 1953; Тюрина, 1957; Горбань, 1961, 1962, и др.). Внутренние и внешние влияния обычно настолько переплетаются, что отдифференцировать, какой фактор является ведущим в том или ином конкретном случае, часто бывает трудно. Вместе с тем для понимания механизмов изменения клеточной устойчивости это представляется важным.

Настоящая работа посвящена анализу роли некоторых внутренних и внешних факторов в сдвигах тепловой и холодовой устойчивости эпидермиса листа желтого гусиного лука *Gagea lutea* (L.) Ker.-Gawl. Гусиный лук, относящийся к группе луковичных весенних эфемероидов, удобный объект для такого рода наблюдений. Как и для других растений этой фенологической группы, для него характерен быстрый темп развития на фоне резкого колебания температуры (Талиев, 1925; Любименко и Вульф, 1926). На первых фазах развития гусиный лук часто подвергается действию ночных

и утренних заморозков, так как расти он начинает еще под снегом (Кожевников, 1950), а фаза бутонизации наступает в конце марта или в апреле, вскоре после таянья снега. В этот же период показано ниже, происходит и особенно энергичный рост листьев. Цветет и плодоносит гусиный лук в конце мая или в начале июня, когда устанавливаются достаточно высокие положительные температуры. Рост листьев на этих фазах развития почти прекращается. К концу июня гусиный лук увядает.

Материал и методика

Объектом исследования во всех опытах был прикорневой лист *Gagea lutea*, растущего в открытом грунте (в условиях резких колебаний температур) или в оранжерее (константные температурные условия). В последнем случае луковицы выкапывали в конце сентября и сажали в горшки. В одной серии опытов их выдерживали при температуре около 0° в течение 2—4 месяцев, в другой — горшки с луковицами стояли 2 месяца при 5°. Затем горшки переносили в оранжерею. Выгонка производилась при 8—12° при естественном освещении в ноябре-декабре или феврале-марте. В опыт брались цветущие или с заложившимися цветками растения. По данным В. А. Штамма (1954), цветение желтого гусиного лука начинается только на 6-м году жизни. Следовательно, в наших опытах использовались растения не моложе 6 лет. Наблюдения в природе проводились на следующих фазах развития: 1) начало вегетации или появление ростков (прикорневой лист, плотно охватывающий стеблевой, имеет длину 1.5—2.0 см; в клетках паренхимы содержится антоциан), 2) бутонизация (длина прикорневого листа около 15 см, антоциан из клеток паренхимы исчезает), 3) цветение (длина листа 20—30 см), 4) плодоношение и увядание (листья лежат на земле, длина их такая же, как в фазе цветения). Опыты с выращенными в оранжерее растениями ставились только на 1-й и 3-й фазе развития.

Определение теплоустойчивости проводилось по методике, разработанной В. Я. Александровым (1954, 1955). Кусочки листа инфильтрировались водопроводной водой и прогревались в водном термостате при различных заданных температурах 5 мин. с интервалом 0.4°. Мерой теплоустойчивости служила максимальная температура, при которой еще сохраняется движение протоплазмы.

Для суждения о холодоустойчивости клеток кусочки листа на 5 мин. помещали в микрохолодильник с полупроводниковой термобатареей, предварительно охлажденной до нужной температуры. Охлаждение проводилось в силиконовом масле с интервалом примерно в 1.0°. Холодоустойчивость оценивалась по минимальной температуре, при которой еще сохраняется движение протоплазмы (см. Александров, Лютова и Фельдман, 1959).

Результаты исследований

Теплоустойчивость эпидермиса листа желтого гусиного лука сильно меняется за короткий срок вегетации. Эти наблюдения, сделанные нами в 1956—1957 гг. (Фельдман, 1960), были полностью воспроизведены в опытах 1958—1960 гг. (табл. 1). Терморезистентность, низкая у молодых листьев, значительно увеличивается по мере развития гусиного лука. Максимума она достигает к моменту цветения и сохраняется на этом уровне до конца вегетации. Данные, приведенные в табл. 1, показывают что на ранних фазах развития наблюдается разница в теплоустойчивости между клетками,

ТАБЛИЦА 1

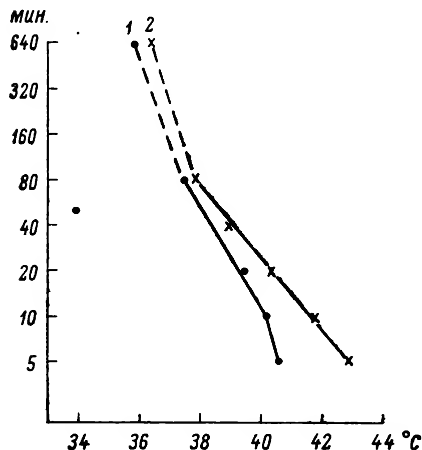
Теплоустойчивость и холодоустойчивость эпидермиса листа *Gagea lutea* на разных фазах развития в природе

Фаза развития	Длина листа (в см)	Теплоустойчивость (в °С): число измерений	Теплоустойчивость (в °С): в центре высечки листа[1]	Теплоустойчивость (в °С): по краю высечки листа[1]	Холодоустойчивость (в °С): число измерений	Холодоустойчивость (в °С): центральных и краевых клеток высечки листа
Появление ростков	1.5—2.0	49	40.5±0.1	41.5±0.1	24	—11.4±0.4
Бутонизация	14.0—16.0	12	42.1±0.1	42.6±0.1	9	—9.0±0.3
Цветение	20.0—30.0	24	42.9±0.1	42.9±0.1	11	—6.5±0.2
Конец вегетации	20.0—30.0	9	42.9±0.2	42.9±0.2	11	—4.9±0.3

[1] Краевыми клетками мы считаем 10 рядов периферических клеток, прилежащих к месту пореза.

прилежащими к месту пореза (краевыми) и интактными центральными клетками. Подробно явление повышения устойчивости под влиянием раневого раздражения рассматривалось нами ранее (Фельдман, 1960). На более поздних фазах развития способность клеток увеличивать устойчивость в ответ на раневое повреждение исчезает.

Разница в теплоустойчивости между молодыми и старыми клетками видна не только при краткосрочном действии относительно высоких температур, но и при сравнении кривых теплоустойчивости, полученных в широком диапазоне температур в фазе появления ростков и в фазе цветения (см. рисунок). Вся кривая для молодого листа сдвинута в сторону низких температур. Она характеризуется более крутым наклоном, т. е. более высоким температурным коэффициентом (Q_{10} для клеток молодого листа равен 2020, старого 280). Такую же разницу в величине Q_{10} между молодыми и старыми клетками *Tradescantia fluminensis* описывает И. С. Горбань (1961). Значение различий в величине Q_{10} пока остается непонятным.



Кривая теплоустойчивости клеток эпидермиса листа гусиного лука в фазе появления ростков (*1*) и в фазе цветения (*2*).

По оси абсцисс — температура; *по оси ординат* — время сохранения движения протоплазмы в логарифмической шкале.

Приведенные на табл. 1 данные о длине листа гусиного лука на разных фазах развития показывают, что рост листа идет до фазы цветения, а затем прекращается. Особенно энергичный рост происходит, по-видимому, в фазе появления ростков и в начале бутонизации. Как раз на этих фазах теплоустойчивость особенно низкая. Прекращение роста (фаза цветения — плодоношения) совпадает с появлением константного уровня устойчивости. На основании этого можно сделать вывод, что различия в теплоустойчивости на разных фазах развития гусиного лука связаны с интенсивностью роста. Для того чтобы выяснить, какую роль при этом играют температурные условия развития, мы определили теплоустойчивость клеток листа гусиного лука, выращенного в оранжерее и проходившего период покоя при разных температурах. По некоторым литературным данным, температурные условия прохождения покоя сказываются на теплоустойчивости клеток. Так, например, Н. А. Сатарова и Г. И. Улыбина (1960) показали, что теплоустойчивость луковичной чешуи тюльпана при прохождении покоя при 25° выше, чем при прохождении его при 5°.

В наших опытах у растений, проходивших период покоя при 0°, независимо от того продолжался ли он 2 или 4 месяца, в фазе появления ростков устойчивость эпидермиса листа к высоким температурам была такая же, как у растений, взятых из природы (табл. 2). В фазе цветения теплоустойчивость увеличивалась. Способность

ТАБЛИЦА 2

Теплоустойчивость и холодоустойчивость эпидермиса листа *Gagea lutea*, выращенного в оранжерее

Фаза развития	Условия выгонки: дата определения	длительность хранения (в месяцах)	температура хранения (в °С)	Длина листа (в см)	Число измерений	Теплоустойчивость (в °С)	Число измерений	Холодоустойчивость (в °С)
Появление ростков . . .	Декабрь	2	0	1.5—2.0	3	40.8±0.2	9	—12.3±0.5
Цветение . .	»	2	0	5.5—15.0	13	42.2±0.1	15	—10.3±0.4
Появление ростков . . .	Февраль	3—4	0	1.0—4.0	21	40.7±0.2	—	—
Цветение . .	Март	3—4	0	7.0—17.0	14	42.2±0.1	—	—
Появление ростков . . .	Ноябрь	2	5	1.2—1.8	6	43.4±0.1	6	—13.6±0.4
Цветение . .	Декабрь	2	5	2.0—8.0	7	43.7±0.1	6	—13.7±0.3

отвечать повышением терморезистентности на раневое раздражение у оранжерейных растений, как правило отсутствует. Если луковицы хранились при более высокой температуре (5°), теплоустойчивость у молодых растений была значительно выше, чем в двух предыдущих сериях опытов (табл. 2). Этот уровень не менялся на всем протяжении развития. Следует отметить, что после стратификации при 0° размеры растений мало отличаются от того, что наблюдается в природе, тогда как прохождение покоя при 5° приводит к значительному угнетению роста гусиного лука. Аналогичные данные для других представителей весенних эфемероидов были получены А. В. Кожевниковым (1950).

Итак, независимо от того, растет ли гусиный лук в природных условиях при колеблющейся температуре или в оранжерее при константном температурном уровне, теплоустойчивость клеток листа увеличивается от начальных фаз развития к конечным. Эта закономерность нарушается только при задержке роста, наблюдающейся при выгонке луковиц, проходивших период покоя при 5°. Следовательно, ведущим моментом, определяющим уровень теплоустойчивости клеток листа гусиного лука на разных фазах развития, являются процессы роста, а не температурные условия прохождения покоя. При активном росте чувствительность к нагреванию высокая. При остановке роста она снижается. Данные, полученные нами на листьях гусиного лука, вполне соответствуют наблюдениям Горбань (1961, 1962), показавшей, что уровень устойчивости к высокой температуре в листьях *Tradescantia zebrina*, *T. fluminensis*, *Echeveria secunda* и *Kalanchoe blossfeldiana* определяется наличием или отсутствием интенсивного роста.

В отличие от теплоустойчивости холодоустойчивость клеток листа гусиного лука в начале развития выше, чем в конце[1] (табл. 1). Причем в то время как наиболее существенный прирост теплоустойчивости наблюдается при переходе от фазы появления ростков к фазе бутонизации, падение холодоустойчивости происходит равномерно до конца вегетации. Между тем рост листьев, как уже отмечалось выше, в фазе цветения заканчивается. Создается впечатление, что изменение устойчивости клеток листа гусиного лука к низким температурам мало зависит от ростовых процессов. Во всяком случае, в противоположность широко распространенному мнению о несовместимости высокой морозоустойчивости с активным ростом в эпидермисе гусиного лука максимальная резистентность к холоду наблюдается в момент энергичного роста листа. Такие же соотношения между устойчивостью к низким температурам и интенсивностью роста наблюдала М. М. Тюрина (1957) на памирских растениях.

Высокая холодоустойчивость клеток листа гусиного лука на ранних фазах развития не является прямой реакцией на температурные условия окружающей среды. Об этом совершенно определенно говорят результаты, полученные на выращенных в оранжерее растениях, которые никогда не подвергались действию температур, вызывающих холодовую закалку. У таких растений холодоустойчивость в фазе появления ростков была высокая, такая же, как в природе (табл. 2). Изменение холодоустойчивости при дальнейшем развитии зависело от условий прохождения покоя. Если луковицы перед выгонкой хранились при 0°, холодоустойчивость к фазе цветения снижалась (правда, всего на 2.0°, тогда как в природе она уменьшалась на 6.5°). Если же луковицы хранились при 5°, холодоустойчивость в фазе цветения не менялась.

Итак, высокая холодоустойчивость клеток листа гусиного лука в начале вегетации и дальнейшее ее снижение не связаны с холодовой закалкой. Трудно объяснить это явление и влиянием ростовых процессов, так как при переходе от фазы цветения к плодоношению размеры листа не увеличиваются, клетки не растут, а холодоустойчивость продолжает снижаться. Нельзя не отметить, однако, что у карликовых растений гусиного лука (проходивших период покоя при 5°) холодоустойчивость выше, чем у растений, имеющих нормальные размеры (ср. табл. 1 и 2). Задержка роста наложением гипса на почки *Saxifraga cordifolia* приостанавливает падение холодоустойчивости и по наблюдениям Кесслера (Kessler, 1935). По-видимому, в норме влияние роста на холодоустойчивость замаскировано другими процессами и выступает только в определенных условиях.

Чем же определяется изменение холодоустойчивости в клетках листа гусиного лука при нормальном развитии? Известно, что высокая устойчивость к низким температурам у многих растений хорошо коррелирует с содержанием растворимых сахаров (Lidfors, 1907; Туманов, 1940; Heber, 1958; Levitt, 1958; Ulrich u. Heber, 1958; Parker, 1959, и др.). У луковичных на первых фазах развития происходит приток органических соединений, в частности сахаров, из подземных органов в листья. Быть может, это и является причиной высокой холодоустойчивости клеток в начале вегетации. На более поздних фазах развития приток органических веществ в листья сменяется оттоком продуктов фотосинтеза в луковицы (Некрасова, 1949; Блукет, 1957). Постепенное падение холодоустойчивости отражает этот процесс. В таком случае для объяснения малого изменения холодоустойчивости при выращивании гусиного лука в оранжерее следует предположить, что отток органических веществ из листьев нарушается. Это

[1] При определении холодоустойчивости нам никогда не удавалось наблюдать разницу в чувствительности между клетками, прилежащими к раневой поверхности и удаленными от нее.

предположение тем более вероятно, что в норме луковицы образуются в условиях длинного дня (Ворошилов, 1960), в наших же опытах в оранжерее растения содержались на коротком дне и образования луковиц не наблюдалось.

Таким образом, молодые клетки листа желтого гусиного лука обладают низкой теплоустойчивостью и высокой холодоустойчивостью. На последующих фазах развития теплоустойчивость увеличивается, в то время как холодоустойчивость постепенно падает. Такие сдвиги чувствительности к высоким и низким температурам несомненно биологически выгодны для растения, ранние фазы развития которого проходят на фоне частых заморозков. Противоположная направленность сдвигов тепловой и холодовой устойчивости говорит о том, что внутренние механизмы, определяющие резистентность к высоким и низким температурам, в данном случае различны. Между тем известно, что при осенней холодовой закалке злаков и некоторых других зимнезеленых растений происходит параллельное увеличение холодовой и тепловой устойчивости и устойчивости к некоторым другим воздействиям (Pisek u. Larcher, 1954; Александров, Лютова и Фельдман, 1959; Lange, 1961). При тепловой закалке также одновременно с увеличением устойчивости к нагреву повышается устойчивость к спирту, уксусной кислоте и высокому гидростатическому давлению (Александров и Фельдман, 1958; Кикнадзе, 1960; Ломагин, 1961). В этих случаях можно думать, следовательно, об едином механизме, определяющем сдвиги чувствительности (Levitt, 1956; Александров и Фельдман, 1958; Александров, Лютова и Фельдман, 1959).

Идущие в разных направлениях изменения устойчивости к высоким и низким температурам, по-видимому, отличают сдвиги чувствительности, связанные с эндогенными влияниями, от реактивных изменений типа холодовой и тепловой закалки, при которых происходит в значительной степени неспецифическое повышение устойчивости.

Обобщая сказанное в нашем сообщении, отметим следующие важнейшие положения. 1) Теплоустойчивость эпидермиса листа *Gagea lutea*, взятого из природы или выращенного в оранжерее (прохождение периода покоя при температуре около 0°), растет по мере развития растения. В фазе появления ростков теплоустойчивость равна 40.8—40.5°, в фазе цветения — 42.9—42.2°. 2) Низкая теплоустойчивость на ранних фазах развития объясняется интенсивным ростом. В условиях, тормозящих рост (покой при 5°), уже в фазе появления ростков теплоустойчивость высокая (43.3°). На этом уровне она сохраняется до конца развития. 3) Холодоустойчивость эпидермиса листа *G. lutea*, взятого из природы, уменьшается по мере развития (—11.4° в фазе появления ростков, —6.5° в фазе цветения). 4) Клетки листа *G. lutea*, выращенного в оранжерее, независимо от условий проращивания, в фазе появления ростков имеют высокую холодоустойчивость (—12.3— —13.6°). В фазе цветения холодоустойчивость либо незначительно снижается (если покой был при 0°), либо не меняется (покой при 5°).

Литература

Александров В. Я. (1954). Упрощенный способ инфильтрации растительных тканей. Бот. журн., 2. — Александров В. Я. (1955). Цитофизиологическая оценка различных методов определения жизнеспособности растительных клеток. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 4, Экспер. бот., 10. — Александров В. Я., М. И. Лютова и Н. Л. Фельдман. (1959). Сезонные изменения устойчивости растительных клеток к действию различных агентов. Цитолог., 1 : 6. — Александров В. Я. и Н. Л. Фельдман. (1958). Исследование реактивного повышения устойчивости при действии нагрева. Бот. Журн., 2. — Александров В. Я. и А. Язкулыев. (1961). Тепловая закалка растительных клеток в природных условиях. Цитолог., 3 : 6. — Блукет Н. А. (1957). Крахмал в вегетативных органах однодольных растений. Докл. Моск. с.-х. Акад. им. Тимирязева, 27 : 88. — Васильев И. М. (1953). Зимостойкость растений. — Ворошилов В. Н. (1960). Ритм развития у растений. — Горбань И. С. (1961). Изменение теплоустойчивости клеток в процессе роста листа. Цитолог., 3 : 2. — Горбань И. С. (1962). К вопросу о связи роста и чувствительности клеток к нагреву. Цитолог., 4 : 2. — Кикнадзе Г. С. (1960). Флуоресцентно-микроскопическое исследование хлорофилла в листьях *Campanula persicifolia* при различных повреждающих воздействиях. Цитолог., 2 : 2. — Кожевников А. В. (1950). Весна и осень в жизни растений. М. — Ломагин А. Г. (1961). Изменение устойчивости растительных клеток после кратковременного действия высокой температуры. Цитолог., 3 : 4. — Любименко В. Н. и Б. В. Вульф. (1926). Ранние весенние растения. — Некрасова Л. Ф. (1949). Сезонная динамика запасных углеводов у пустынных растений. Бот. журн., 1. — Сатарова Н. А. и Г. И. Улыбина. (1960). Устойчивость клеток к высоким и низким температурам в зависимости от условий прохождения покоя. В сб.: Физиолог. устойч. раст. Тр. конф. по устойч. раст., 579. — Талиев В. И. (1925). Биология наших растений. — Туманов И. И. (1940). Физиологические основы зимостойкости культурных растений. — Тюрина М. М. (1957). Исследование морозостойкости растений в условиях высокогорий Памира. — Фельдман Н. Л. (1960). Влияние раневого раздражения на чувствительность растительных клеток. В сб.: Вопр. цитолог. и протистолог., 216. — Штамм В. А.

(1954). К биологии гусиного лука. Бюлл. Главн. бот. сада, 19 : 90. — H e b e r U. (1958). Ursachen der Frostresistenz bei Winterweizen. I. Die Bedeutung der Zucker für Frostresistenz. Planta, 52, 2 : 144—172. — K e s s l e r W. (1935). Ueber die inneren Ursachen der Kälteresistenz. Planta, 24, 2 : 312—352. — L a n g e O. (1961). Die Hitzeresistenz einheimischer immer- und wintergrünner Pflanzen im Jahreslauf. Planta, 56, 6 : 666—683. — L e v i t t J. (1956). The Hardiness of Plant. — L e v i t t J. (1958). Frost, drought and heat resistance. Protoplasmatologia, 8 : 1. — L i d f o r s B. (1907). Die wintergrüne Flora. Lunds Univ. Arkskrift, 2, 13 : 1—76. — P a r k e r J. (1959). Seasonal changes in white pine-lieves: A comparison of cold resistance and free-sugar fluctuation. Bot. Gaz., 121, 1 : 46—50. — P i s e k A. u. W. L a r c h e r. (1954). Zusammenhang zwischen Austrocknungsresistenz und Frosthärte bei Immergrünnen. Protoplasma, 44, 1 : 30—44. — U l l r i c h H. u. U. H e b e r. (1958). Ueber das Denaturieren pflanzlicher Eiweisse durch Ausfrieren und seine Verhinderung. Planta, 51, 4 : 399—413.

Институт цитологии
Академии наук СССР
и
Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 14 II 1962).

П. Мухитдинов

СЪЕДОБНЫЕ ДИКИЕ РАСТЕНИЯ ДАРВАЗА

До Великой Октябрьской социалистической революции дикорастущие травы и другие растения играли значительную роль в пищевом рационе жителей Дарваза. Дарваз — горная страна, и пахотных земель здесь очень мало. Поэтому запасов зерна, овощей и фруктов обычно не хватало до следующего года. Плодородные земли, находившиеся вблизи селений или в предгорьях, чаще всего принадлежали беку и его чиновникам. Большинство же жителей не могло прокормиться незначительным урожаем, который собирался с клочковых пахотных земель на склонах гор, и часто было вынуждено употреблять в пищу корни, стебли и листья различных горных растений. В настоящее время эти растения употребляются в пищу иногда в качестве приправы (пряностей) или как лекарственные.

Некоторые дикие растения, обладающие резким, горьким вкусом и неприятным запахом, употреблялись в пищу в малодождливые, особенно в голодные годы, так как представляли опасность для здоровья (Мичах — *Paeonia hybrida*, увва — *Arum korolkovii*, йолму — *Fritillaria eduardii*, саморуг — *Cistanche*, и др.).

Другие же растения не только употреблялись в пищу, но также применялись с лечебными целями (модел — *Allium giganteum*, камч — *A. rubiginosum*; пиёзи кӯҳӣ (горный лук) — *A. oschahanini*, торон — *Polygonum bucharicum*, ревоч — *Rheum maximoviczi*, мунгак — *Lathyrus tuberosus*, ҷоқу — *Capsella bursa pastoris*, и др.).

До сих пор о съедобных растениях Таджикистана не появлялось ни одной специальной статьи или книги. Лишь в некоторых географических, этнографических и ботанических работах встречаются упоминания о растениях, употребляемых населением в пищу (см. «Литература»). Однако и в этих работах ничего не говорится о том, как эти растения использовались, как заготовлялись и сохранялись на зиму, а также об их «холодящих» (хунук) и «горячительных» (гарм) свойствах.[1]

Приводим список съедобных растений Дарваза. Названия в дарвазской диалектной форме.[2]

Мъҷах, мъжах (миҷах, *Paeonia hybrida*) — многолетнее растение, развивает под землею на глубине 15—20 см до 6 клубней. Миҷах распознавали по прошлогодним листьям во время весенней пахоты и выкапывали. Это очень горькое на вкус растение, поэтому клубни в течение 3—4 дней держали в проточной воде в корзине или мешке. Затем очищали и кипятили в котле, воду несколько раз меняли, пока не исчезала горечь. После этого сушили на солнце, толкли в ступке и, смешав с небольшим количеством пшеничной или ячменной муки, пекли лепешки. Иногда в сушеный миджах подмешивали поджаренные семена бобовых растений (мушинг, бобы или мелкий черный горох — мулк) и все это мололи на мельнице, приготовляли особую муку — талкон, которую подмешивали в молоко, джургот или ели с топленым маслом. Миджах

---

[1] Среди таджиков еще с глубокой древности распространено представление о том, что вся пища по ее воздействию на организм человека делится на «горячую» (гарм) и «холодную» (хунук). Это деление относится, в частности, и к растениям: безвредные для здоровья, а также питательные растения считаются «горячими», растения же, оказывающие вредное влияние на организм человека, обычно относят к категории «холодных». «Холодные» можно смешивать с «горячими», и тогда они теряют свои вредные качества.

[2] Правильность определения латинских названий растений проверена В. А. Никитиным.

относится к разряду «горячих» растений и имеет красно-синие цветы, но так как от его употребления обычно вздувался живот, то его считали «холодным».

Увва (*Arum korolkovii*) появляется на каменистых склонах в самом начале весны. Клубень находится на глубине 10—15 см. Очень горькое растение, перед употреблением в пищу клубни долго держали в воде и кипятили подобно миджаху. Из увва с пшеничной или ячменной мукой на молоке приготовляли «кочи» — густую похлебку, которую заправляли топленым маслом. Увва относили к категории «холодных», так как она вызывала вздутие живота.

Сомаруғ, саморуғ, зъмореғ (*Cistanche tubulosa*) появляется в начале мая. Стебель при основании утолщенный в виде редьки, и утолщенная часть находится в земле на глубине 10—20 см. Обладает резким горьким вкусом. Для устранения горечи сомаруғ долго кипятили с золой в котле, затем, хорошенько обмыв, варили на молоке. Молодые стебли, поднявшиеся на 5 см над землей, не имеют такого горького вкуса, поэтому их срывали и пекли в очаге, затем употребляли в пищу.

Йолму, олму (олму — *Fritillaria eduardii*) появляется в мае на горных склонах. Луковица находится в земле на глубине 10—15 см, обладает горьким вкусом. Эти луковицы некоторое время держали в проточной воде, в корзине или мешке. Затем срезали наружные чешуи и протирали через сито, выделяя мякоть. Мякоть кипятили в котле, все время помешивая уполовником, набирая отвар в ложку и снова выливая обратно, с целью лучшего устранения горечи. После этого еще раз процеживали сквозь мелкое сито и приготовляли с гороховой или пшеничной мукой — кочи (густую похлебку) или атола (жидкую похлебку). Иногда ее заправляли молоком.[1]

Ров, рова (*Ferula grigorijevii*) появляется на склонах гор на границе снега (сархад) в мае, обладает толстым корнем, достигающим 20 кг весом. Вкус корня горький, и он обладает резким, неприятным запахом. Из рова пищу приготовляли двумя способами: 1) в особенно голодные годы корень очищали от кожуры, мыли, рубили на мелкие куски и, протерев сквозь сито, отделяли мякоть. Затем толкли в каменной ступке и, добавив муку (пшеничную, ячменную, бобовую), пекли лепешки. От огня исчезали горечь и резкий запах; 2) после мытья ров рубили на части, клали на черепке в раскаленный очаг и сушили. Затем его толкли в ступке и добавляли в равной доле или немного меньше пшеничную, ячменную или бобовую муку. Из этой смеси пекли лепешки (нони роваӣ).

Из рова приготовляли «талкон» (талқони роваӣ): к размельченному в ступке рову добавляли ячмень, бобы или мелкий горох, жарили на огне и затем мололи на мельнице. Эту смесь ели с молоком, кислым молоком (джурготом), с горячей водой или с маслом. Из рова в смеси с тутом приготовляли также «тутписти роваги» (муку из тута и рова). Свежий стебель рова нарезали ножом, сушили на солнце и оставляли в мешке до поспевания тута. Затем ров толкли в ступке и добавляли толченый сушеный тут худшего сорта. Эту муку оставляли до весны и ели во время весенней пахоты или прополки зерновых. Кроме того, из рова приготовляли похлебку (атолаи роваги). Свежий стебель рова нарезали ножом, затем эти куски кипятили в котле, добавляли в него какую-нибудь муку. Готовую похлебку разливали в большие деревянные блюда, остужали и, заправив пахтаньем, ели. Свежие стебли рова весной употребляли в сыром виде с солью, что считалось полезным для здоровья.

При употреблении рова в пищу нередко вздувается живот, появляется чувство недомогания, чрезмерной сытости, головокружение. Теперь, также весной, едят ров с солью и из стеблей приготовляют похлебку, но лишь в качестве лекарства. В другом виде его не употребляют.

Мънгак (мунгак — *Lathyrus tuberosus*) появляется в апреле—мае. Дает до 6 клубней на глубине 10—20 см. Обладает приятным вкусом. Очищенные клубни обмывали и кипятили в котле с водой и молоком, затем при еде заправляли топленым маслом. Из мунгака приготовляли муку (талкони мунгак): прокипятив его, сушили на солнце или на огне, затем толкли в ступке, прибавляли жареную пшеницу, бобы или «мушинг» (горох) и размалывали на мельнице. Эту смесь ели с молоком, джурготом или с маслом. До революции правители Қалай-Хумба среди других налогов взыскивали с жителей селений Хобу-Работ, Уғур, Гушун также и мунгак. Его варили и сдавали мирхазору (тысяцкому). Сейчас мунгак вышел из употребления.

Зира (*Bunium persicum*) появляется в апреле—мае, на глубине 10—15 см, он имеет утолщенный клубень, приятный на вкус. В голодные годы зира ели в сыром виде, очистив от кожуры. В другое время клубень, обмыв, сушили на солнце и в горячем очаге, затем толкли в ступке, по желанию добавляли разную муку и пекли лепешки. Иногда клубни кипятили в котле с молоком. Семена зира клали и теперь кладут ради аромата в суп, плов, жаркое.

Зъуни гов, говчазак («забони гов» — *Tussilago farfara*) появляется в апреле—мае. Корень похож на морковь и находится в земле на глубине 10—15 см, приятен на вкус. Очистив корень, кипятили в котле, иногда добавляли молоко. Также очистив, сушили на солнце или в раскаленном очаге, затем толкли в ступке и, добавив муку, (пшеничную, ячменную, гороховую, бобовую), пекли лепешки.

[1] Похлебку из олму в Комсомолабадском районе (кишлак Дараи Хакимӣ) готовили даже для гостей, и поэтому там она считалась хорошей пищей.

Кинг (кинг — *Megacarpea gracilis*) произрастает вокруг высокогорных селений на склонах гор, отрастает в мае месяце. Корень находится на глубине 15—20 см и напоминает редьку крупных размеров. Приятный на вкус. Очистив корень от кожуры, его чисто мыли и клали в кувшин с водой, горлышко завязывали, чтобы туда не проникал воздух, в противном случае кинг начинал горчить. Затем кувшин ставили на горячие угли в очаг, очаг закрывали шерстяным покрывалом и так держали до утра. Эту еду называли «шабдег» (ночной кувшин). Ели с солью и хлебом. В кишлаке Курговад из кинга описанным выше способом приготовляли смесь — «талкон», который ели с молоком, джурготом или горячей водой. Кинг считался питательным, а также использовался как лекарство при желудочных заболеваниях.

Чъкрӣ (ревоч, ревоть — ревень — *Rheum maximoviczi*) появляется в конце апреля на склонах гор, чаще в высокогорных областях. Имеет толстый корень. В пищу употребляли молодые стебли и черешки листьев в сыром виде с солью или макая в раствор соли. Мелко нарезав стебель ножом, кипятили в котле, иногда добавляли муку и готовили жидкую похлебку (атолаи ва чъкрӣ — оши ревоч). Во время еды добавляли пахтанье. Из реводжа приготовляли также смесь — талкон. Из сушеных листьев и веточек вместе с тутом низшего сорта, размолов на мельнице, приготовляли муку — «тутпусти шапи», затем ели с маслом. Это кушанье обладает очень приятным вкусом.

В кишлаках Равноу[1] и Ёгед (б. Нульванданский район) реводж пекли в горячей золе, отчего исчезал кислый вкус. Затем его раскладывали на чистой траве или сучьях, сушили на солнце, толкли в ступке и, добавив гороховой муки, пекли на поду очага в золе лепешку (кумоч, нони тагиаловӣ). Мелкие веточки, нарезав ножом, смешивали с камчем (см. ниже), сушили на солнце и заготавливали на зиму. Эту смесь подмешивали в шурпу для придачи остроты, в луковую похлебку или жаркое.

В кишлаке Равноу из рево́джа делали «шарбат». Нарезав мелко реводж, его сушили на солнце, затем в корзине оставляли до зимы. Нарезанный реводж клали в кувшинчик с горячей водой, крепко завязывали горлышко и оставляли на два-три дня. Этот настой давали больному для возбуждения аппетита, а также как лекарство (при желудочных заболеваниях). Из реводжа также путем кипячения корня с водой приготовляли «чай» (чои ревоҷ).

Торун (торон — *Polygonum bucharicum*) и торуни окиба (торони аға — *Polygonum hissaricum*). Первый вид появляется на склонах гор в апреле—мае, второй же в конце мая—начале июня. Торон едят в сыром виде с солью или макают в раствор соли. В жаркую пору, в июне и июле, собирают цветки торона (булла, шукуф), смешивают с камчем, крошат в джурготили чакка (густое пахтанье) и едят с лепешкой. В настоящее время торон также употребляется в пищу.

Гандумсеч (гамдумсеч — *Eremurus robustus*) появляется в мае и июне на склонах гор, он образует до 8—10 корней, уходящих на глубину 10—15 см, приятного вкуса. В голодные годы корни ели в сыром виде, в другое время их кипятили в воде или молоке.[2] Как съедобное растение теперь гандумсеч не употребляется.

Мойил, модел (*Allium giganteum*) появляется в начале мая на горных склонах. Листья его нарезали и кипятили в воде, иногда добавляли муку и варили похлебку (атолаи модел, оши модел). Во время еды заправляли пахтаньем. Стебли нанизывали на нитку и кипятили в котле с солью, а затем ели с лепешкой. В настоящее время также иногда приготовляют похлебку из этого растения (атолаи модел).

Камч (*Allium rubiginosum*) растет вблизи источников, заболоченных, сырых мест, появляется в мае. Рвут его руками или срезают серпом и ради приятного запаха широко употребляют как приправу к различным блюдам. Зеленые листья мелко нарезают, обжаривают на масле и прибавляют в пищу.

Из камча приготовляют «нугулов» (салат). Листья мелко нарезают, смешивают с перцем, кориандром, солят, затем растирают камнем и едят с горячей лепешкой. Иногда камч заворачивали в горячую лепешку или крошили в джургот, пахтанье. Зимой из камча приготовляли похлебку «кабуди», для чего летом камч сушили на солнце и оставляли в мешочке до зимы. В настоящее время культурный лук вытеснил камч.

Пиёзи куйи (пиёзи куҳӣ — горный лук — *Allium oschanini*) появляется в апреле. Его рвут руками. Использовался так же, как и камч. В настоящее время горный лук употребляют в пищу, пока не поспеет огородный лук.

Ровшък, рошък (ровшук, рошух)[3] появляется в мае. Едят ровшук в сыром виде с солью. Приготовляют также описанными выше способами похлебку (атолаи рошук, оши рошук) и талкон (смесь). Ровшук едят в сыром виде с солью как лакомство.

Шънък (шунук — лесной укроп — растение из семейства Зонтичных, точное название осталось неустановленным) появляется в апреле—мае на влажных горных склонах. Корень похож на морковь и растет в земле, углубляясь на 10—15 см. Обладает приятным вкусом. Корни кипятили в котле на молоке. Стебель и листья сушили

---

[1] Жители кишлака Равноу в 1955 г. переселились в кишлак Калаи-Хусейн Сагирдаштского с/с Калай-Хумбского р-на.

[2] Из гандумсеча изготовляли также сапожный клей, для чего корни сушили на солнце, затем толкли в ступке, клали в тряпку и обливали кипятком.

[3] Научное название этого растения осталось неустановленным; возможно, что это один из видов *Tragopogon* или *Potentilla*, последнее вероятнее.

и заготавливали впрок на зиму, употребляли в качестве приправы к различным блюдам. В настоящее время не употребляется.

Гъли зарак; кокъхи боғӣ (қоқӯи боғӣ, одуванчик, *Taraxacum* sp.) появляется в садах, на землях, засеянных люцерной, вблизи селений. Зелень срывают руками, моют и в сыром виде едят с солью. Кокуи боғӣ охотно употребляется в пищу ранней весной.

Кокъх (қоқу — *Capsella bursa pastoris*) используется так же, как и кокуи боги.

Шулха (шулха — щавель, один из видов *Rumex*) растет и используется как и қоқӯи боғӣ.

Дъли барра; къли барра (дили барра; кули барра — *Marchella conica*) появляется весной по берегам арыков, рек, в обильных водой ущельях и на летовках. Как только дили барра появлялся, его срывали и, обмыв, ели в сыром виде. Чаще же всего жарили на масле, заливали горячей водой, ели с зеленью, перцем (шурбои кули барраги). В настоящее время не употребляется в пищу.

Чаға ра (корч — гриб из сем. *Agaricacae*) появляется весной на сырых местах, на горных склонах. По сравнению с кули барра встречается чаще. Варят в котле на воде, заправляют маслом и едят с лепешкой. Употребляют в пищу и в настоящее время.

Чоғари бед (замбуруғи бед — ивовый гриб, очевидно относится к семейству *Polyporaceae*) растет на пнях и стволах старых ив. Собирали при появлении и варили в воде. В последнее время в пищу не употребляется.

Пудина — мята (*Mentha arvensis*), появляется в начале марта по берегам арыков, ручьев, источников. Ее собирали, обмывали, растирали камнем, затем добавляли в лапшу, рисовую кашу и другие кушанья как приправу. Пудину считали хорошим лекарством и корни ее заваривали как чай. Стебель и листья пудины заворачивали в тонкую материю и клали под рубашкой или платьем на живот на больное место (считалось полезным и при заболеваниях селезенки, печени и т. п.). В настоящее время мало употребляется.

Пъплағн (пуплағн — *Achillea trichophylla*) появляется весной вокруг пахотных земель, вблизи селения, а позже и на горных склонах. Стебель и цветки сушили на солнце, растирали руками и складывали в мешочек. Заваривали горячей водой и пили как чай. Применялось при заболеваниях селезенки и печени.

Сарсабил (сарсабил)[1] появляется весной на склонах высоких гор. Встречается редко. Стебель достигает 1.5 м. Обладает приятным запахом. Стебель и листья сушили на солнце и потом заваривали в виде чая. Теперь не употребляется.

Пайвандак (по-видимому, *Juniperus sibirica*). Иногда заваривают в виде чая. Считается хорошим лекарством при воспалении суставов.

Литература

Андреев М. С. (1958). Таджики долины Хуф (Верховья Аму-Дарьи), II. Тр. АН Тадж. ССР, XII. — Баранов П. и И. Райкова. (1928). Дарваз и его культурная растительность. — Кузнецов. (1893). Дарваз, рекогносцировка капитана ген. штаба (Кузнецова) в 1892 г., Новый Маргелан. — Орифов М. и А. Цукерман. (1959). Таомхон тоҷикӣ (пища таджиков). — Орфография таджикского языка. (1943). — Рахимов М. Р. (1957). Земледелие таджиков бассейна р. Хингоу в дореволюционный период (историко-этнографический очерк). Тр. АН Тадж. ССР, XIV. — Снесарев А. Е. (1906). Восточная Бухара́. — Таджикско-русский словарь. (1954). — Юхновский Н. (1894). Несколько слов об условиях жизни в горах Дарваза и в долине р. Ванча. Туркестанские ведомости, 65.

(Получено 26 V 1962).

Ф. Я. Левина

НОВЫЕ ДАННЫЕ К АРЕАЛУ ПОЛЫНИ *ARTEMISIA TAURICA* WILLD.

С 1 рисунком

В июле и августе 1961 г. нам довелось побывать на востоке Ростовской и в Волгоградской областях, в районах Цимлянского и Волгоградского водохранилищ, участвуя в составе экспедиции Института географии АН СССР по проблеме «Преобразование природы юга и юго-востока Русской равнины». На всей этой территории господствуют агрикультурные ландшафты, создаваемые огромными массивами пшеницы, представленными в пору наших работ соломистыми пожнивными остатками и массивами дозревающих подсолнечника и кукурузы. На их общем фоне, занимая весьма

[1] Научное название этого растения осталось неустановленным.

небольшие площади на верхних частях склонов балок и оврагов, выделяются участочки разнотравно-типчаково-ковыльных и типчаково-ковыльных степей. Над обрывистыми берегами водохранилищ, на склонах водоразделов и надпойменных террас Дона и Волги (оставшихся вне подтопления после сооружения Цимлянского и Волгоградского «морей»), вперемежку с полевыми культурами, обращали на себя внимание серо-сизоватые и зелено-коричневатые аспекты, образуемые полынниками. Речь идет о белополыннике (Artemisieta lercheanae), таврикополыннике (A. tauricae), полынковнике (A. austriaceae), чернополыннике (A. pauciflorae) и местами встречающемся ромашничнике (Pyrethreta achilleifoliae).

Все эти пустынные полукустарничковые ксерофильные и ксерогалофильные сообщества на разновидностях каштановых и светлокаштановых солонцеватых почв и лугово-степных и степных солонцов характерны для зоны полупустыни.

Еще исследованиями И. В. Новопокровского (в конце 30-х и начале 40-х гг. нашего столетия) было установлено наличие полупустыни в восточной части Ростовской области. В. Д. Александровой в 1949 г. полупустыня была прослежена далее к западу (в Ростовской области) на левобережье Дона (1954),[1] в настоящее время примыкающем к Цимлянскому водохранилищу. Согласно нашим данным, полупустыня простирается и на правобережье Дона, хотя занимает здесь значительно меньшие площади.

В настоящей статье мы не останавливаемся на тех еще малоизученных изменениях, каким подверглась природная и сорная растительность под влиянием недавно появившихся водохранилищ; статья в основном посвящена полыни таврической, ее сообществам и ее ареалу. Согласно З. Г. Беспаловой (1960), *Artemisia taurica* Willd., подрода *Seriphidium*, — стержнекорневой, факультативно-корнеотпрысковый полукустарничек, она относит его к так называемым примитивным полукустарничкам.

Следует сказать, что до сих пор в литературе считалось, что в западной части Ростовской области, как и в Заволжье (в частности, в пределах запада Северного Прикаспия), полынь таврическая отсутствует. В сводку, посвященную этому виду полыни (Левина, 1952), вошли литературные материалы, кончая 1950 г., однако сведений о ее произрастании в этих районах нет.

И. В. Новопокровский (1940 : 137) указывает полынь таврическую только для полупустыни в бассейне верхнего течения рр. Сала и Маныча. Здесь она подобно полыни белой образует свои сообщества преимущественно на старозалежных местообитаниях.

В упомянутой статье Александровой (1954), как и в рукописном отчете Е. И. Клеткиной (1958) по растительности районов Цимлянского водохранилища,[2] данных о полыни таврической также нет.

Согласно нашим полевым наблюдениям 1961 г., полынь таврическая, а также ряд форм переходного характера между нею и полынью белой довольно часто встречаются на территории между Ростовом-на-Дону и Новочеркасском, между ним и Шахтами, в окрестностях Константиновского, затем на правобережье и левобережье Цимлянского водохранилища.

Прежде, нежели указать те конкретные местонахождения, где наблюдались полынь таврическая и переходные к ней формы, следует уделить внимание этим последним. Они отличаются от особей полыни белой (полыни Лерха) отсутствием у них весьма характерных для полыни белой прикорневых сильно опушенных бело-сизоватых листьев, образующих как бы розетку вокруг стеблей. На некоторых экземплярах переходных форм если и имеются прикорневые листья, то они заметно отличаются от листьев полыни белой: они вытянуты вдоль стеблей, слагаются более узкими сегментами листа и значительно менее опушены. В большинстве случаев у таких переходных форм, подобно полыни таврической, уже в летний период прикорневые листья опадают. В конце июля, в августе и позже нижние части стеблей зачастую бывают лишены опушения и таким образом обнажаются желтовато-коричневатые стебли. В отличие от полыни белой у переходных форм побеги на средней и особенно верхней частях стеблей изобилуют линейными листочками, что является одним из характернейших признаков полыни таврической.

Как более типичные экземпляры, так и переходные формы полыни таврической образуют свои сообщества, тесно сочетаясь с образуемыми полынью белой и полынком. В сообществах этих двух видов встречаются особи то типичной полыни таврической, то ее переходные формы. И даже в чернополынных сообществах наблюдались со знаком обилия «un.» или «sol.» как полынь белая, так и полынь таврическая, либо формы между ними переходные.

В ряде случаев наблюдались типично корнеотпрысковые экземпляры как у полыни таврической, так и у ее переходных форм.

Таким образом, как это следует из краткого описания полыней переходного характера (между полынью таврической и полынью белой), только внимательная работа с ними в полевых условиях дает возможность различать эти таврикополынноподобные экземпляры, не смешивать их с особями полыни белой.

---

[1] Работы комплексной научной экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения АН СССР.

[2] Работы, производившиеся в 1957 г. Лабораторией аэрометодов АН СССР.

Характерно, что аналогичной картины расщепления полыни таврической на ряд переходных форм (по-видимому, гибридного характера [?]) нам не довелось наблюдать ни в районах Присивашья, ни в долине Маныча, ни в пределах надпойменных террас небольших рек на Ергенях и в других районах, где полынь таврическая широко распространена.

Становится теперь понятным, почему до сих пор в литературе отсутствовали сведения о местонахождениях полыни таврической в долине р. Дона.

Нельзя не подчеркнуть, что и в других районах исследователи, зачастую не зная морфологических особенностей полыни таврической, ее «проглядывают», отождествляя с полынью белой.

Перейдем к перечню местонахождений полыни таврической и форм переходного характера между нею и полынью белой. Наши сборы сделаны в 1961 г. в окрестностях Ростова, к востоку от него (в направлении к Новочеркасску); между Новочеркасском и Шахтами — в окрестностях Шахт; между Шахтами и Константиновским (ближе к Константиновскому). Особи, собранные в двух последних пунктах, не вызывают сомнений в отношении их принадлежности к *Artemisia taurica*. Аналогичного характера сборы нормальных особей полыни таврической сделаны также в районе юго-западной части правобережья Цимлянского водохранилища: в окрестностях с. Хорошевского, на восточных мергелистых склонах к водохранилищу и в окрестностях с. Цимлянского. Характерно, что по смежности с особями полыни таврической у с. Хорошевского обнаружены и типичнейшие экземпляры полыни белой.

В окрестностях с. Терновой (к северу от с. Хорошевского), как и в окрестностях с. Суровикино (в северной части правобережья), а также на левобережье Цимлянского водохранилища в окрестностях с. Сафронова собраны как раз особи переходного характера, отличающиеся от особей полыни белой своим общим габитуальным сходством с полынью таврической, а также наличием характерных для нее вышеуказанных признаков.

Почти везде в этих местонахождениях произрастали также и типичные экземпляры полыни белой и полыни таврической.

Перейдем к перечню местонахождений вдоль берега Волгоградского водохранилища в Заволжье. Здесь нами были собраны в общем типичные экземпляры полыни таврической в окрестностях с. Приморска, затем к югу от него — между ним и с. Новоникольским, в пределах западной части Джаныбекской равнины Северного Прикаспия, и, наконец, следует указать еще местонахождение в окрестностях Луговой Пролейки, уже в пределах южной части Приволжской опесчаненной гряды.[1]

Нельзя не оттенить местонахождений у с. Приморска. Здесь были собраны как характерные экземпляры полыни таврической, так и ряд форм переходного характера.

В литературе почти полностью отсутствуют сведения о произрастании полыни таврической в Заволжье, в том числе и о ее местонахождении на Эльтонской равнине Северного Прикаспия — в полупустыне, в окрестностях оз. Эльтон. Здесь она была собрана в 1927 г. Л. И. Казакевичем (хранится в гербарии БИН АН СССР, в Ленинграде) и впоследствии, вплоть до нашего времени, уже никем из ботаников не наблюдалась и не коллекционировалась.

Подобно таврикополынникам, в пределах значительной части их ареала (Левина, 1952 : 142; 1953 : 170 и др.; Шифферс, 1953) [2] и в районах Цимлянского и Волгоградского водохранилищ к числу более распространенных относятся ассоциации: 1) полынково-таврикополынная (Artemisia taurica+Artemisia austriaca), 2) белополынно-таврикополынная (A. taurica+A. lercheana), 3) прутняково-таврикополынная (A. taurica+Kochia prostrata), 4) полынково-белополынно-таврикополынная (A. taurica+A. lercheana+A. austriaca), 5) острецово-таврикополынная (A. taurica—Agropyron ramosum), 6) кострово-таврикополынная (A. taurica—[Bromus tectorum++B. squarrosus]) и 7) реже встречающаяся типчаково-таврикополынная (A. taurica—Festuca sulcata). Наиболее обычной является полынково-таврикополынная ассоциация.

В сообществах этих ассоциаций, кроме эдификатора — полыни таврической, — в полукустарничковую синузию входят в качестве субэдификаторов либо сопутствующих компонентов полынь белая, полынок, прутняк, иногда ромашник. На супесчаных каштановых и светлокаштановых почвах характерно участие в сообществах полыни таврической в качестве индикаторов легкого механического состава почв евксерофита-кустарничка *Ephedra distachya*, однолетников: *Thymelaea passerina*, *Xerranthemum annuum* и одно-двулетника *Artemisia scoparia*. Обратил на себя внимание и обнаруженный в этих сообществах вдоль Волгоградского водохранилища двулетник *Centaurea diffusa* (в полупустынях Северного Прикаспия он не встречается).

---

[1] Характерно, что в 1961 г. нам довелось наблюдать вдоль Волгоградского водохранилища на Приволжской опесчаненной гряде, в окрестностях с. Луговая Пролейка, заросли однолетника пустынного псаммофита — кумарчика *Agriophyllum arenarium* между придорожными залежами из сообществ полыни Маршалла, полынка, а также на приречных песчаных массивах.

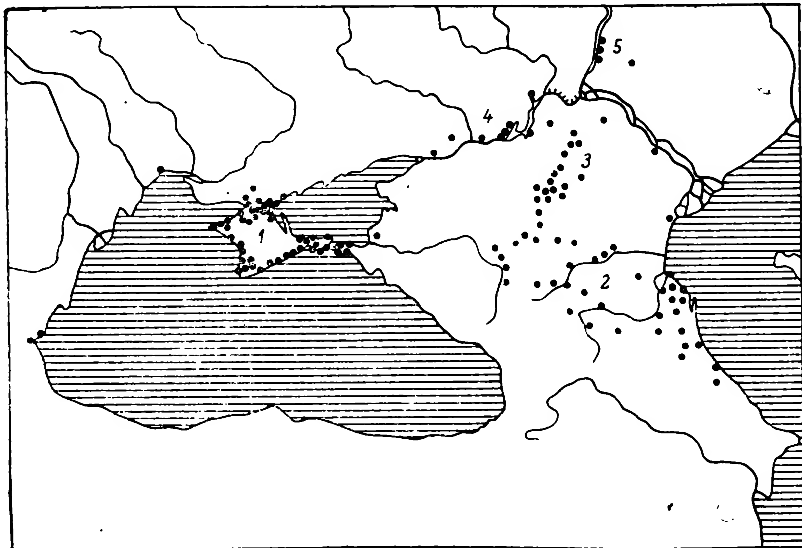
[2] Все другие работы автора, в которых имеются материалы по полыни таврической, приведены в нашей работе 1952 г.

В состав синузий дерновинных злаков из числа плотнодерновинных евксерофитов и евриксерофитов входят со знаком обилия «un.» и «sol.» ковылок, типчак, тонконог. Характерно почти постоянное обилие во всех ассоциациях полыни таврической мятлика луковичного, о чем свидетельствовали остатки оснований его дерновинок и опавшие сухие луковички, а также куртинками растущие корневищные острец и осока уральская с почти уже засохшими листьями (в пору исследований).

Разнотравье было бедно представлено такими ксерофильными многолетниками, как *Linosyris villosa*, *Limonium sareptanum* и некоторые другие.

Почти все кратко охарактеризованные ассоциации полыни таврической отличаются своей разреженностью, их проективное покрытие в большинстве случаев не превышает 40—55%.

Нельзя не подчеркнуть, что таврикополынники в пределах почти всего своего ареала связаны в основном с зоной полупустыни, с весьма характерными для нее



Ареал *Artemisia taurica* Willd.
Пояснение в тексте.

разновидностями светлокаштановых солонцеватых почв и лугово-степных солонцов на равнинных низменностях (типа Прикаспийских), а также на первых и вторых надпойменных террасах рек. Не менее характерна для сообществ полыни таврической приуроченность их в огромном большинстве случаев к залежным, т. е. вторичным местообитаниям, на которых они тесно соседствуют с белополынниками и полынковниками; вместе с последними таврикополынники слагают четвертую, наиболее длительно существующую полукустарничковую (рыхлокустовую) залежную стадию 10—30-летней (и большей) давности. Залежи используются под пастбище.

Реже встречаются сообщества полыни таврической на склоновых территориях водоразделов и надпойменных террас, не затронутых распашкой. Здесь развитие таврикополынников (как и чернополынников) в определенной степени обусловливается несистематическим выпасом, вызывающим дигрессионные процессы, т. е. их формирование является результатом пасквальной дигрессии.

Обратимся к анализу ареала *Artemisia taurica*.

В сводке, посвященной этому виду (Левина, 1952), его ареал подразделен на три части: 1) сивашско-крымская, 2) предкавказская (ставропольско-дагестанская) и 3) ергенинская с включением низменной Прикаспийской степи.[1]

При более детальном подходе, используя ранее сделанное расчленение, целесообразно выделить в ареале следующие пять частей: 1) азово-сивашско-крымская, [2] 2) предкавказская, 3) ергенинская, 4) нижнедонско-цимлянская и 5) северо-прикаспийская (заволжская). Как видно из распределения местонахождений (см. рисунок), первая и вторая части ареала характеризуются наибольшей их насыщенностью. Территориально наиболее крупной является вторая — Предкавказская часть. Ее уместно разбить на два подрайона — западный и восточный, т. е. на ставропольский и западноприкаспийский. Четвертая и пятая части ареала составлены по материалам 1961 г.

[1] В данном случае имеется в виду главным образом Прикаспийская полупустыня.

[2] Нам представляется более точным называть первую часть азово-сивашско-крымской, подчеркивая участие в ней местонахождений растения на южном берегу Азовского моря.

В упомянутой сводке, посвященной *Artemisia taurica*, ареал показан методом точек по материалам гербария БИН АН СССР, а также литературным данным (использовано около 90 работ). Предкавказская часть ареала полыни таврической составлена главным образом по материалам публикаций И. М. Крашенинникова и Е. В. Шифферс.

Ранее нами (Левина, 1952) ареал полыни таврической был назван крымско-предкавказским равнинно-предгорным. Е. М. Лавренко (1956 : 667) он определен как восточно-причерноморский. Поскольку ареал полыни таврической простирается и в западной части Северного Прикаспия, и на его приергенинском правобережье и заволжском левобережье, а значительные площади предкавказской части его располагаются в Западном Прикаспии (в восточной части Северного Кавказа), нам представляется более удачным назвать ареал *Artemisia taurica* западноприкаспийско-восточнопричерноморским предгорно-равнинным;[1] этим названием подчеркивается основное распространение полыни таврической в восточной части Причерноморья — на низменных пространствах Предкавказья и Крыма.

Таким образом, в основном распространение *Artemisia taurica*, ее преобладающих вторичных залежных и реже встречающихся первичных сообществ, связывается с полупустынями юга и юго-востока Европейской части СССР. Здесь таврикополынники приурочены к приморским равнинным низменностям: Присивашья,[2] запада Северного Прикаспия (в пределах Джаныбекской и Эльтонской суглинистых равнин) и собственно Западного Прикаспия, в восточном Предкавказье с его надпойменными террасами Кумы и Терека, а также к надпойменным террасам Калауса и Маныча в центральном и западном Предкавказье.

Несколько иной характер носит ергенинская часть ареала, расположенная в пределах полупустыни на этой древней возвышенности. Здесь обычны залежные сообщества полыни таврической: острецово-таврикополынные и полынково-таврикополынные. Однако большой интерес, как нам кажется, представляют сообщества полыни таврической на надпойменных слаборазработанных террасках небольших речек — Яшкуля, Элисты и их притоков и др. Здесь, на солончаковых разновидностях солонцов, весьма характерны пустынные таврикополынники ксерогалофильного характера. Так, на первой и второй надпойменных террасках р. Элисты наблюдались биюргуново-таврикополынные (Artemisia taurica+Anabasis salsa) сообщества с участием евгалофитов: кустарника (*Tamarix ramosissima*) и однолетних солянок: *Salsola crassa*, *S. mutica*, *S. brachiata* и др. Характерно, что как раз здесь находится наиболее западная часть ареала *Anabasis salsa*, где он впервые был нами обнаружен в 1950 г. (Левина, 1952 : 149; 1953 : 119).

Быть может, как раз эти солончаково-солонцовые долинные местообитания сообществ полыни таврической и являются первичными, а остепненно-пустынные и пустынно-степные таврикополынники получили свое развитие уже значительно позднее, в верхнехвалынское время, когда они формировались, по-видимому, одновременно с разновидностями светлокаштановых почв. Впоследствии, с увеличением распашек, таврикополынники широко распространились на залежах.

Литература

Александрова В. Д. (1954). Краткий очерк растительности вдоль Дона от Воронежа до Ростова-на-Дону. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3 (Геоботаника), 9. — Беспалова З. Г. (1960). К биологии полукустарничков-эдификаторов фитоценозов Ногайских пустынных степей и сухих степей Центрального Казахстана. Бот. журн., 10. — Лавренко Е. М. (1956). Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей. В кн.: «Растительный покров СССР», II. — Левина Ф. Я. (1952). Полынь таврическая (*Artemisia taurica* Willd.) в пределах пустынно-степного юга и юго-востока Европейской части СССР. Тр. Бот. инст. АН СССР, сер. 3 (Геоботаника), 8.— Левина Ф. Я. (1953). Растительный покров района лесной полосы Сталинград—Степной—Черкесск. Тр. Комплексн. научн. экспед. по вопросам полезащ. лесоразвед., 2, 7. — Новопокровский И. В. (1940). Растительность Ростовской области. В кн.: Природа Ростовской области. Ростов-на-Дону. — Шифферс Е. В. (1953). Растительность Северного Кавказа и его природные кормовые угодья.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 13 VIII 1962).

---

[1] Предгорный в широком понимании.

[2] Здесь в условиях темнокаштановых солонцеватых почв, конечно, нет полупустыни типа ергенинской, манычской, либо заволжско-прикаспийской. Однако старозалежные таврикополынники и в этих, приближающихся к субаридным, приморских условиях получили широкое распространение.

Д. Б. Архангельский

К СИСТЕМАТИКЕ СИБИРСКИХ БЕРЕЗ

Просматривая препараты пыльцы некоторых видов восточносибирских берез, Л. А. Куприянова отметила, что многие из них содержат большое количество деформированных пыльцевых зерен.

Количество деформированных пыльцевых зерен и их размер у видов *Betula*

Вид берез и место сбора	Нормально развитые зерна		Деформированные зерна		Количество деформированных зерен (в %)
	размер в микронах	толщина экзины в микронах	размер в микронах	толщина экзины в микронах	
B. costata Trautv. Д. Восток, дол. р. М. Эльдуги, 1928	22.5	1.5--2	15	3	17
B. dahurica Pall. Д. Восток, Амурская обл., р. М. Пера, В. В. Липатова, 22 V 1957	31.5—36	2	25	3	2
B. ermanii Cham. Ленинград, Ботанический сад	31.5	1.5	20	2	27
B. extremiorientalis V. Vassil. et Kuzen. Якутия, В. Н. Васильев, 1959	22.5	1.5	18	2	60
B. fruticosa Pall. Д. Восток, Амурская обл., р. М. Пера, В. В. Липатова, 22 V 1957	27 -31.5	2	27	3	40
B. gmelinii Bge. Д. Восток, низовье р. Амур, 17 VI 1944	27	2	20	3	40
B. jacutica V. Vassil. Якутия, р. Юдома, Л. Н. Тюлина, 8 IX 1952	22.5	2	18	3	94
B. kusmisschefii (Rgl.) Gurke. Красноярский край, р. Енисей, В. В. Ревердатто, 1 VI 1914	29.2	1.5	20	2	69
B. lanata (Rgl.) V. Vassil. Бурят-Монг. АССР, Л. Н. Тюлина, 31 VIII 1939	27	1.5	20	2	55
B. litwinowii Doluch. Тюменская обл., Березовск. р-н, Смолоносов, 24 VIII 1958	18 --22.5	1.5	17	2	57
B. manshurica (Rgl.) Nakai Уссурийск. р-н, ст. Седанка, И. К. Шишкин, 9 V 1925	27	2	22.5	3	23
B. microlepis V. Vassil. Южн. Урал, Ильменск. заповедн. Труханов, 1958	31.5	2	22.5	3	10
B. middendorfii Trautv. et Mey. Уссурийск. р-н, И. П. Бородин, 24 VII 1925	27	1.5	22.5	2.5	78
B. nana L. Ленинградская обл., г. Зеленогорск, Л. А. Куприянова, 12 V 1960	22.5	2	18	3	7
B. ovalifolia Rupr. Хабаровск. окр., Полевой, 17 V 1925	22.5	2	18	3	24
B. ovalifolia Rupr. Амурск. обл., р. М. Пера, В. В. Липатова, 19 VIII 1957	22.5	2	18	3	28
B. platyphylla Sukacz. Амурск. обл., басс. р. Зеи, Прохоров, 11 VI 1909	22.5	2	18	3	65

Продолжение

Вид берез и место сбора	Нормально развитые зерна		Деформированные зерна		Количество деформированных зерен (в %)
	размер в микронах	толщина экзины в микронах	размер в микронах	толщина экзины в микронах	
B. prochorowii Kuzen. et Litw. Амурск. обл., басс. р. Зеи, В. Н. Васильев, 20 VII 1933 . .	29.5—31.5	2.5	27	4.5	81
B. schmidtii Rgl. Южн. Приморье, заповедн. «Кедровая падь», В. Н. Васильев, 13 VI 1950	13.5	1	8	2	35
B. sessilis Kom. Охотск. район, дол. р. Ботчи, И. К. Шишкин, 12 VII 1924 . .	22.5	2	18	3	8
B. tortuosa Ledeb. Кольский полуостров, А. А. Корчагин	31.5	2	27	3	12

Деформированная пыльца у растений является признаком их гибридного происхождения. Подсчет количества деформированных пыльцевых зерен дает возможность определить «степень» гибридности того или другого растения.

Куприянова предложила мне изучить коллекцию препаратов пыльцы восточносибирских видов берез и подсчитать у них количество деформированных зерен. Препараты изученной пыльцы хранятся в споротеке Ботанического института.

В работах М. Г. Попова (1956) и Е. Г. Боброва (1961) указывается на массовое распространение гибридных берез в некоторых районах средней Сибири. Более того, относительно некоторых описанных видов берез (*Betula jacutica* V. Vassil., *B. middendorffii* Trautv. et Mey., *B. extremiorientalis* V. Vassil. et Kuzen., *B. prochorowii* Kusen. et Litw. и др.) Бобров высказал предположение, что они представляют гибридные формы, созданные интрогрессивной гибридизацией.

Анализ пыльцы у 15 видов берез показал, что у 14 видов количество деформированных пыльцевых зерен составляет от 8 до 94%, причем наибольшее их количество отмечено у *B. jacutica* V. Vassil. (94%), *B. prochorowii* Kuzen. et Litw. (81%) и *B. middendorffii* Trautv. et Mey, (78%).

Деформация пыльцы происходит вследствие уменьшения клеточного содержимого и выражается в изменении формы зерен и уменьшении их размеров. Поры иногда сокращаются в числе, реже вообще отсутствуют, очертания пор неровные.

Таким образом, наличие деформированных зерен подтверждает предположение о том, что рассмотренные растения (см. таблицу) являются гибридными.

Гибридизация берез имеет место не только в Сибири, но и в других областях Советского Союза. Деформированная пыльца обнаружена у *B. litwinowii* A. Dol. (Тюменская обл.) в количестве 57%, *B. microlepis* V. Vassil. (Ю. Урал, Ильменский заповедник) — 10%, *B. tortuosa* Ledeb. (Кольский полуостров) — 12%, *B. nana* L. (Ленинградская обл.) — 7%, *B. ermanii* Cham. (Ботанический сад, Ленинград) — 27%.

Исследование более обширного материала по березам несомненно приведет к установлению значительно большего числа гибридных форм.

Литература

Бобров Е. Г. (1961). Интрогрессивная гибридизация во флоре Байкальской Сибири. Бот. журн., 3 : 313—327. — Васильев В. Н. (1958). Байкало-Саянская область как один из главнейших поздних центров формирования рода *Betula* L. Тр. Инст. леса АН СССР, XXXVII : 120—141. — Попов М. Г. (1956). Эндемизм во флоре побережий Байкала и его происхождение. В сб.: Акад. В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения : 442—462.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 1 IX 1961).

Ю. П. Лаптев

ВИДОВОЙ СОСТАВ ПШЕНИЦ СЕВЕРНОЙ И ВОСТОЧНОЙ АФРИКИ

Сахара является вторичным центром новообразования пшениц. Эволюция их здесь шла путем естественных скрещиваний между пшеницами, интродуцированными с севера и востока в различные исторические эпохи, последующего естественного и искусственного отбора.

Историческая и природная изоляция оазисов Сахары способствовали сосредоточению пшениц на небольших площадях, разбросанных подобно островам среди безбрежного океана. Специфические экологические условия оазисов привели к образованию своеобразного типа пшениц «oasicolum», характеризующегося компактностью колосьев, тенденцией к ветвлению колосков и увеличению численности цветков в колоске, раннеспелостью и отсутствием иммунитета к грибным заболеваниям.

В оазисах, где аккумулировались сортовые типы, последовательно попадавшие сюда с течением времени, естественная гибридизация благоприятствовала возникновению форм с более или менее сглаженными признаками. Подчас бывает очень трудно отнести подобные формы к уже известным типам пшеницы.

В настоящее время в Северной Африке возделываются следующие виды пшениц в пределах их основных таксономических групп.

Диплоидные виды ($2n=14$). Из этой группы и только в Марокко выращивается культурная однозернянка *Triticum monococcum* L. Изредка встречается в смеси с твердой абиссинской пшеницей *T. aethiopicum* Jakubz. в Эфиопии и Эритрее. Диких пшениц (*T. boeoticum* Boiss.) Сахара не знает.

Тетраплоидные виды ($2n=28$). Из возделываемых пленчатых пшениц в Марокко, Эфиопии и Объединенной Арабской Республике (ОАР) известна полба — *T. dicoccum* Schübl.

Сахарские полбы сравнительно устойчивы к желтой ржавчине. Преобладают белоколосые формы с гладким мелким колосом. Из разновидностей *T. dicoccum* распространены vv. *farrum*, *ajar*, *rufum*, *nigrum*, *liguliforme* и *nigro-ajar*. Большое разнообразие форм наблюдается в Эфиопии. Эммер устойчив к засухе, его зерно богато клейковиной. Несколько эндемичных форм известно на востоке Северной Африки на побережье Средиземного моря.

Твердая пшеница *T. durum* Desf. выращивается в Алжире (Ахаггар), Марокко, Мавритании, Тунисе, в юго-западной Ливии (провинция Феццан) и в ОАР. Это одна из наиболее распространенных пшениц в Северной Африке. По сравнению с твердыми пшеницами Европы, США и Канады имеет значительно более короткую соломину (80—130 см); склонна к полеганию, хотя некоторые селекционные сорта ('0181' и '250' из Марокко, 'Roussia' и 'Aouedj II Lr 3' из Туниса) довольно устойчивы. В массе поражается стеблевой и бурой ржавчиной и мучнистой росой. Среднеустойчива и устойчива к поражению шведской мухой. Эта пшеница характеризуется чрезвычайно высоким весом 1000 зерен (от 40 до 87 г). В этом отношении особенно выделяются тунисские сорта '870', 'Chili' и 'Aouedj II Lr 3 . По стекловидности зерна пшеницы широко варьируют (от 14 до 100%). Хорошим качеством зерна выделяются пшеницы Марокко и Алжира.

T. turgidum L. культивируется в Марокко, Алжире и ОАР. Относится к средиземноморскому подвиду subsp. *mediterraneum* Fl.

Эфиопская пшеница *T. aethiopicum* Jakubz. широко распространена в Эфиопии. В других районах Северной Африки не выявлена. Характеризуется низкорослостью, скороспелостью, малой кустистостью и восприимчивостью к местным возбудителям ржавчины. В связи с наличием сложного комплекса признаков, напоминающего отдельными чертами другие виды пшениц, в свое время она была описана Н. И. Вавиловым (1931) как *T. durum* Desf. subsp. *abyssinicum* Vav., а ее инфлятные формы Персивалем (Percival, 1921) отнесены к *T. turgidum* L. ssp. *abyssinicum* Vav. Хотя инфлятные и неинфлятные формы и выделены в один вид, но они были неправильно обозначены как *T. dicoccum* Schübl.

T. polonicum L. выявлена в Марокко, Алжире и Эфиопии. Отличается высоким абсолютным весом зерна. В Эфиопии этот вид (subsp. *abyssinicum* Vav.) более восприимчив к бурой ржавчине, нежели тот же вид (subsp. *mediterraneum* Vav.), произрастающий в Марокко, Алжире, Испании и Италии. Колос североафриканской пшеницы сравнительно мельче европейского.

Гексаплоидные виды ($2n=42$). Мягкая пшеница *T. aestivum* L. из этой группы преобладает в Северной Африке над всеми другими видами пшениц. Распространена повсеместно. В Эфиопии в чистом виде встречается редко. Отличается коротким вегетационным периодом и по сравнению с европейскими пшеницами более сильной восприимчивостью к грибным заболеваниям. По комплексу признаков мягкие пшеницы Эфиопии четко отличаются от других североафриканских местных пшениц и содержат в себе элементы типов как *indoeuropaeum* Vav., так и *rigidum* Vav. Пшеницы Эфиопии более или менее близки к пшеницам ОАР.

T. spelta L. в качестве редкой примеси найдена в Алжире, Ливии, в бывшем французском Судане и в Республике Мали. Экологические условия сахарских оазисов сти-

мулировали образование у спельты большего числа цветков по сравнению с европейскими формами.

Карликовая пшеница *T. compactum* Host. выявлена в Эфиопии (Porteres, 1958). По своим морфологическим признакам весьма напоминает плотноколосые формы *T. aethiopicum* Jakubz. (секция *compacta*).

Шарозерная пшеница *T. sphaerococcum* Perc. встречается спорадически в оазисах Марокко и Судана (Porteres, 1958). Интересно, что этот вид имеет в Северной Африке отдельный ареал, очень удаленный от его эндемичной зоны (Пенджаб, Индия). Сведения о наличии этого вида в Африке в советской литературе отсутствуют.

В таблице приводятся данные о расселении (отмечено знаком +) североафриканских видов пшениц.

Распределение видов пшениц в Северной Африке

Виды	Марокко	Мавритания	Алжир	Тунис	Ливия	Мали	Судан	ОАР	Эфиопия
Triticum monococcum L.	+	—	+	—	—	—	—	—	—
T. dicoccum Schübl.	+	—	—	—	—	—	—	+	+
T. durum Desf.	+	+	+	+	+	—	—	+	—
T. turgidum L.	+	—	+	—	—	—	—	+	—
T. aethiopicum Jakubz.	—	—	—	—	—	—	—	—	+
T. polonicum L.	+	—	+	—	—	—	—	—	+
T. spelta L.	—	—	+	—	+	+	—	—	—
T. aestivum L.	+	+	+	+	+	+	+	+	+
T. compactum Host.	—	—	—	—	—	—	—	—	+
T. sphaerococcum Perc.	+	—	—	—	—	—	+	—	—

Литература

Вавилов Н. И. (1923). К познанию мягких пшениц. Тр. по прикл. бот. генет. и селекц., XIII, 1. — Вавилов Н. И. (1935). Ботанико-географические основы селекции. Теоретич. основы селекц. раст., 1. — Вавилов Н. И., О. К. Фортунатова, М. М. Якубцинер и др. (1931). Пшеницы Абиссинии. Прилож. 51 к Тр. по прикл. бот., генет. и селекц. — Жуковский П. М. (1950). Культурные растения и их сородичи. — Фляксбергер К. А. (1938). Пшеницы. — Якубцинер М. М. (1959). Новые виды пшеницы. Вестн. с.-х. науки, 12. — Grignac P. (1956). Les variétés de blé dur dans la region meridionale. Bull. Tech. d'Inform., 114. — Percival J. (1921). The wheat plant. — Porteres R. (1958). Les appelations des Cereales en Afrique. Journ. d'Agricult. tropical.

Всесоюзный институт растениеводства, Ленинград.

(Получено 16 XI 1961).

А. С. Дариев

СТРОЕНИЕ КОНЧИКА КОРНЯ ЗАРОДЫША НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ХЛОПЧАТНИКА

С 5 рисунками

По строению верхушечной меристемы побега публикуется большое количество статей, значительно меньше работ посвящено строению кончика корня. В последние годы опубликован ряд исследований строения кончика корня некоторых представителей однодольных (Deshpande, 1960; Pillai a. Pillai, 1961; Pillai, Pillai a. Sachdeva, 1961). В них установлено, что строение кончика корня имеет значение для систематики.

Мы изучили зародыши шести видов хлопчатника. Задача нашей работы состояла в том, чтобы на примере представителей сем. *Malvaceae* выяснить строение кончика корня двудольных растений и его особенности у видов одного рода.

На разнообразие строения кончика корня обратил внимание еще Янчевский (Janczewski, 1874). Охарактеризуем типы строения кончика корня по его данным и по материалам некоторых других авторов.

Янчевский, исследовав представителей покрытосеменных и голосеменных растений, выделил следующие пять типов строения кончика корня.

1. Промеристема корня состоит из четырех независимых инициальных слоев; первый слой дает начало центральному цилиндру, второй — коре, третий — эпидерме и четвертый — чехлику.

2. Промеристема корня состоит из трех независимых инициальных слоев; первый дает начало центральному цилиндру, второй — коре и эпидерме и третий — чехлику. Характерной чертой этого типа Янчевский считает наличие калиптрогена, который дает серии правильно расположенных по вертикали слоев клеток. Попэм (Popham, 1952), ссылаясь на Треуба (Treub, 1875 г.), выделяет еще тип 2-А. В этом типе есть две группы инициалей; первая группа дает начало центральному цилиндру. Инициали этой группы могут состоять из нескольких клеток, расположенных в один ряд; вторая группа дает начало коре, эпидерме и чехлику и состоит из одной или нескольких клеток, расположенных в один или несколько слоев.

3. Промеристема корня состоит из трех первичных независимых инициальных слоев; первый слой дает начало центральному цилиндру, второй — коре и третий — эпидерме и чехлику.

4. Промеристема корня состоит из центральной меристемы, не расчлененной на инициали. Она дает начало центральному цилиндру, коре, эпидерме и чехлику.

5. Промеристема корня состоит из двух независимых инициальных слоев; первый слой дает начало центральному цилиндру, второй — коре, эпидерме и чехлику.

Негели (Nägeli, 1845 г.) выделил еще один тип строения: промеристема корня состоит из единственной верхушечной клетки, которая дает все ткани корня. Этот тип установлен для папоротников, плауновидных и хвощей.

В. Ф. Раздорский (1949) описывает два варианта строения кончика корня.

1. Имеются два ряда инициальных клеток; внутренний порождает клетки плеромы, наружный — клетки периблемы. Чехлик и эпиблема имеют общий гистоген-дерматокалиптроген. Этот тип строения Раздорский считает наиболее распространенным среди двудольных.

2. Имеются три слоя инициальных клеток; один из них дает центральный цилиндр, второй — кору, третий — чехлик. Эпидерма возникает из самого наружного слоя коры. Раздорский отмечает, что этот тип характеризуется калиптрогеном, который почти срастается с телом корня, но работает автономно. Данный тип свойствен огромному большинству однодольных и очень немногим из двудольных (сем. Кувшинковые).

На наш взгляд, неправильно устанавливать определенный тип строения кончика корня для крупных таксонов, как это делают Раздорский и другие ботаники. Наши данные, полученные при анализе представителей двудольных, и материалы других авторов показывают разнообразие строения кончика корня не только у крупных таксонов, но и у видов и даже у форм одного и того же вида. Но безусловно, что несеменные растения обладают особым типом строения кончика корня.

В 1960 г. были опубликованы две крупные сводки по анатомии растений — Езау (Esau, 1960) и Гуттенберга (Guttenberg, 1960).

Езау выделяет пять типов строения кончика корня: 1) одна инициальная клетка формирует все части корня и чехлика (*Adiantum*); 2) общая инициальная зона дает начало центральному цилиндру, коре и колюмелле; из колюмеллы возникает периферическая часть чехлика корня (*Pseudotsuga*); 3) общая инициальная зона дает начало центральному цилиндру, коре и колюмелле; эпидермис возникает из наружного слоя коры (*Allium*); 4) имеется три ряда инициальных клеток, первый из которых дает центральный цилиндр, второй — кору и третий — чехлик; эпидермис образуется из самого наружного слоя коры (*Zea*); 5) имеется три ряда инициальных клеток; первый порождает центральный цилиндр, второй — кору, третий — чехлик (*Nicotiana*).

Езау отмечает, что некоторые голосеменные и покрытосеменные имеют два ряда инициалей, один из которых дает начало коре и корневому чехлику, другой — центральному цилиндру, а самый наружный слой коры превращается в эпидермис.

Гуттенберг (1960) выделяет два типа строения кончика корня:

1) открытый тип — имеется общий центр инициальных клеток для всех гистогенов и 2) закрытый тип — имеется несколько рядов инициалей. По Гуттенбергу, закрытый тип характерен для зародыша; при развитии зародыша в проросток он переходит в открытый тип. Возможно, что у некоторых растений имеет место переход открытого типа в закрытый при развитии зародыша в проросток, но такой переход совершается не у всех растений. Например, кончики корней взрослых растений десяти видов, принадлежащих к семи родам сем. *Zingiberaceae*, имеют два типа строения (2, 3 и 4 типы, по Езау). У девяти видов установлен закрытый тип строения, т. е. они имеют независимые инициали, а один вид имеет открытый тип строения, т. е. общую область инициалей для всех тканей (Pillai, Pillai a. Sachdeva, 1961). Кончики корней семи видов, принадлежащих к четырем родам сем. *Marantaceae*, также имеют два типа строения. Шесть видов имеют закрытый тип, а один — открытый тип строения (Pillai a. Pillai, 1961).

Закрытый тип строения описан для кончика корня *Oryza sativa* (Shimabuku, 1960). Как закрытый, так и открытый типы строения имеются у зародышей исследованных нами видов хлопчатника. Как видно из этих примеров, положение Гуттенберга о пере-

ходе первого типа строения во второй спорно. Эти два типа строения встречаются и у сформировавшихся зародышей, и у взрослых растений.

В последнее время появились работы по кончику корня (Гуляев, 1958, 1961), в которых рассматривается деление инициальных клеток так называемого постоянного центра, но строение гистогенов кончика корня не описывается.

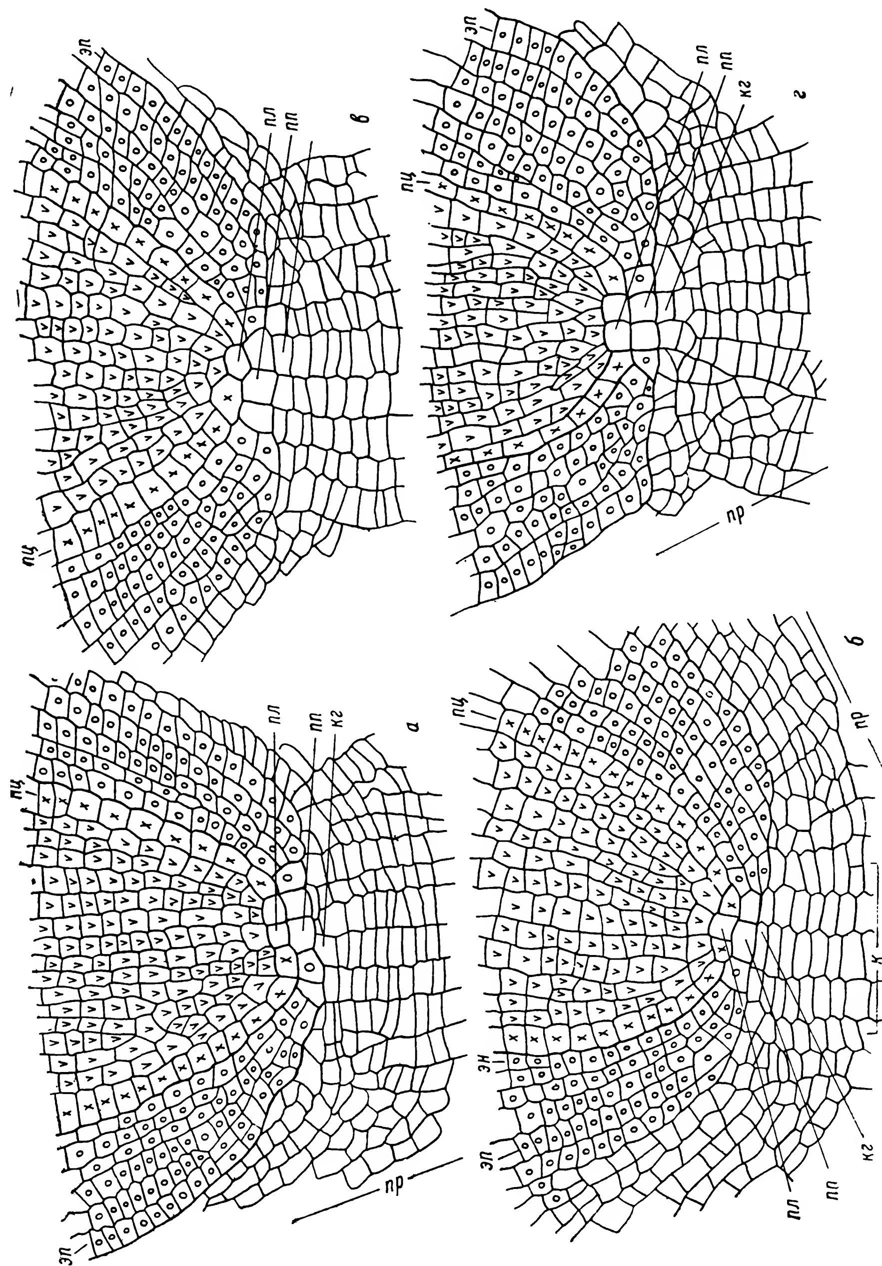


Рис. 1. Три независимых инициальных слоя в кончике корня.

а — *Gossypium hirsutum* ssp. *mexicanum*; *б* — *G. hirsutum* ssp. *punctatum*; *в* — *G. hirsutum* ssp. *euhirsutum* (сорт 108-Ф); *г* — *G. trilobum*; *пл.* — плерома; *пп* — протодермапериблемный комплекс; *к* — колюмелла; *кг* — колюмеллоген; *пр* — периферический район; *пц* — перициклы; *эн* — эндодерма; *эп* — эпидерма.

Нами для исследования были взяты из коллекции Института генетики и физиологии растений АН Узбекской ССР семена шести видов рода *Gossypium*: 1) *G. hirsutum* L. ssp. *mexicanum* Mauer, *G. hirsutum* L. ssp. *punctatum* Mauer, *G. hirsutum* L. ssp. *euhirsutum* Mauer (сорт 108-Ф); 2) *G. barbadense* L. ssp. *ruderale* Mauer, *G. barbadense* L. ssp. *eubarbadense* Mauer (среднеспелый сорт), *G. barbadense* L. ssp. *eubarbadense* Mauer (скороспелый сорт); 3) *G. herbaceum* L. ssp. *euherbaceum* Mauer; 4) *G. arboreum* L. ssp. *nanking*; 5) *G. trilobum* (Moc. et Sesse ex DC.) Skovsted и 6) *G. davidsonii* Kell.

Первые четыре вида — культурные, с одной дикой и двумя полудикими формами (*G. hirsutum* ssp. *mexicanum*, *G. hirsutum* ssp. *punctatum* и *G. barbadense* ssp. *ruderale*), два последних — дикие виды. Семена этих видов отличаются по форме, величине и

окраске. Зародыши (в количестве пяти экземпляров) очищались от кожуры и семядольных листьев и фиксировались в 50%-м спирте; после обычной проводки и парафинирования делались микротомные срезы толщиной 12 μ. Окрашивались срезы гематоксилином Деляфильда.

В результате исследования кончика корня шести видов рода *Gossypium* обнаружено четыре типа строения. *G. hirsutum* ssp. *euhirsutum* (сорт 108-Ф), *G. hirsutum* ssp. *punctatum*, *G. hirsutum* ssp. *mexicanum* и *G. trilobum* имеют 3 слоя инициалей. Деление клеток одного из этих слоев дает центральный цилиндр, второго — кору и эпидерму и третьего — чехлик. Инициальные клетки стелы представлены единственным слоем;

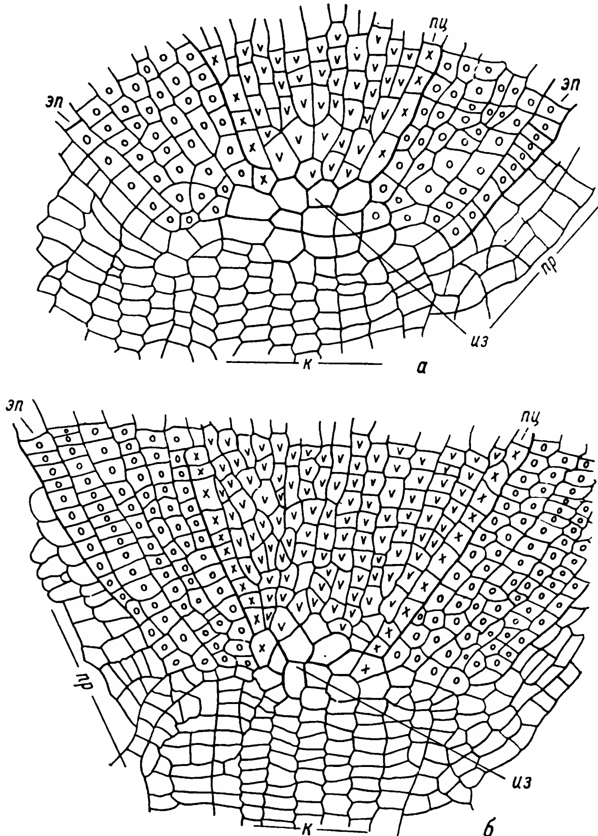


Рис. 2. Общая группа инициальных клеток для всех гистогенов корня.

а — *Gossypium herbaceum* ssp. *euherbaceum* (сорт 'Краснолистный гуза'); *б* — *G. arboreum* ssp. *nanking*. *из* — инициальная зона или группа, остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

на продольном срезе они выделяются среди других клеток своими более крупными размерами. Это 1—3 клетки, делящиеся в различных направлениях. Инициальные клетки коры и эпидермы также имеют более крупные размеры. На продольном срезе они представлены тремя, реже двумя клетками (рис. 1). Наличие крупных клеток в кончике корня описано В. А. Гуляевым (1958, 1961), Симабуку (Shimabuku, 1960) и другими анатомами.

Такой же тип строения кончика корня с тремя слоями инициалей описан у представителей различных семейств однодольных (см. Popham, 1952): у злаков (Shimabuku, 1960), у *Zephyranthes tubipatha* из сем. *Amaryllidaceae* (Deshpande, 1960), для девяти родов сем. *Zingiberaceae* (Pillai, Pillai a. Sachdeva, 1961) и некоторых представителей сем. *Marantaceae* (Pillai a. Pillai, 1961).

Кончики корней *G. herbaceum* ssp. *euherbaceum* и *G. arboreum* ssp. *nanking* имеют общую область инициалей, из которых происходят все гистогены кончика корневого тела и чехлика (рис. 2), т. е. им свойствен «открытый» тип, по Гуттенбергу. Клетки колюмеллы расположены вертикальными рядами, так как в ней происходят только антиклинальные деления, клетки периферического района чехлика лежат без замет-

ного порядка, здесь происходят деления по Т-типу. Такой же тип описан для ряда двудольных (Popham, 1952) и однодольных; например, он имеется у *Zingibera officinale* из сем. *Zingiberaceae* (Pillai, Pillai a. Sachdeva, 1961), у *Eucharis grandiflora* и *Amaryllis belladonna* из сем. *Amaryllidaceae* (Deshpande, 1960).

Мы считаем правильным разделение чехлика на колюмеллу и периферический район. Такое разделение было произведено еще Янчевским (1874), а затем другими (Pillai, Pillai a. Sachdeva, 1961; Allen, 1947, цит. по Pillai a. Pillai, 1961). Янчевский писал, что две части чехлика могут быть разного происхождения и различаются тем, что центральная часть составлена из вертикальных серий клеток и возникает в результате поперечного деления генеративного слоя; боковые части образуются из слоя бокового

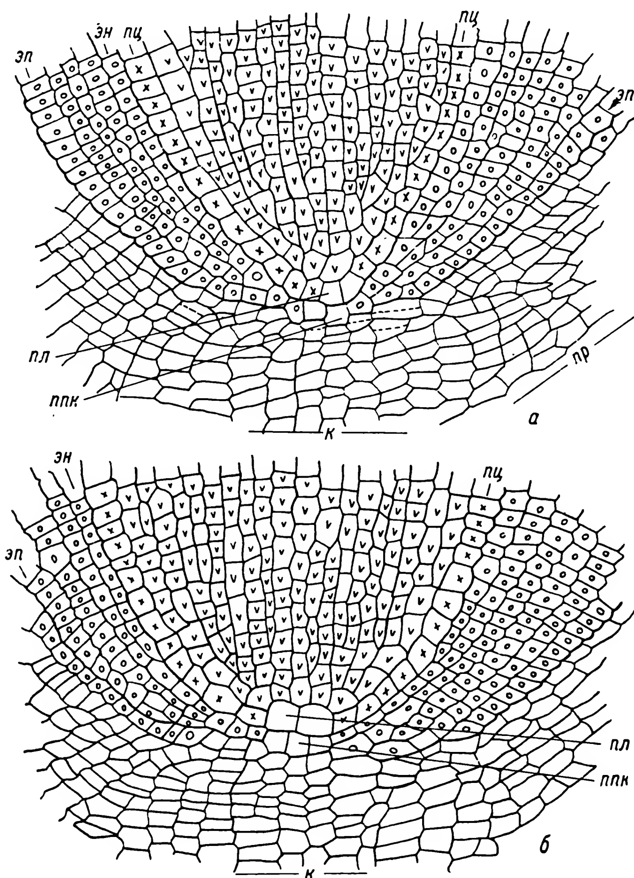


Рис. 3. Два независимых инициальных слоя у *Gossypium barbadense* ssp. *eubarbadense*.

а — среднеспелый сорт; *б* — скороспелый сорт; *ппк* — протодерма—периблема—калиптрогенный комплекс; остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

калиптрогена. Он также указал, что бывают случаи, когда чехлик происходит из калиптрогена и состоит из слоев только более или менее регулярных. В настоящее время инициали колюмеллы называют колюмеллогеном, а боковые части — периферическим районом (Allen, 1947; Pillai, Pillai, a. Sachadeva, 1961). Такое разделение совпадает и с мнением Гуттенберга, который пишет, что инициальные клетки под самым кончиком корневого тела дают вертикальные ряды клеток, которые делятся антиклинально, а клетки боковых частей образуются благодаря периклинальным делениям клеток дерматогена. Он также указывает, что бывает и наоборот, когда дерматоген возникает из производных периферических клеток чехлика. Среднеспелый и скороспелый сорта *G. barbadense* ssp. *eubarbadense* имеют два ряда инициальных клеток: один ряд дает начало центральному цилиндру, второй — всем остальным тканям (рис. 3). Как указывает Езау, такой тип строения свойствен некоторым голо- и покрытосеменным растениям. Подобный же тип строения описан для *Agapanthus africanus* и *Crinum latifolium* из сем. *Amaryllidaceae* (Deshpande, 1960), у которых центральный

цилиндр имеет свой независимый инициал, а чехлик, эпидермис и кора — общий слой инициальных клеток. Последний слой можно характеризовать как протодерма—периблема — калиптрогенный комплекс. Как у *G. hirsutum*, так и у *G. barbadense* (кроме полудикой формы) инициальные клетки центрального цилиндра представлены единственным слоем. На продольном срезе это 2—3 клетки, отличающиеся от соседних кле-

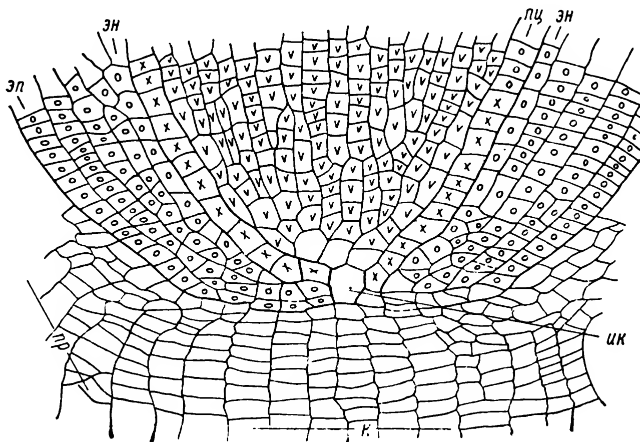


Рис. 4. *Gossipium barbadense* ssp. *ruderale*.

ИК — одна крупная инициальная клетка; остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

ток крупными размерами. Инициальные клетки коры состоят из 3—5 таких же крупных клеток. Полудикая форма этого же вида — *G. barbadense* ssp. *ruderale* — на продольном срезе кончика корня имеет одну крупную инициальную клетку, которая дает начало центральному цилиндру, коре и эпидерме. Колюмеллоген также возникает

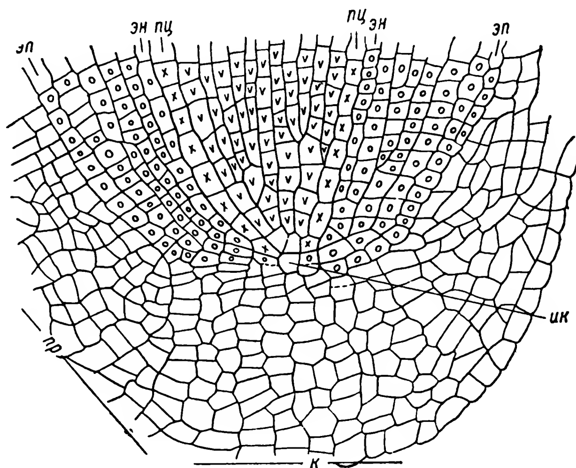


Рис. 5. *Gossypium davidsonii*.

ИК — одна небольшая инициальная клетка; остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

из производных этой инициальной клетки. Периферический район чехлика образуется из производных эпидермы, как и у всех видов *Gossypium* (рис. 4), хотя не у всех их ясно заметно такое его происхождение. Сходный тип строения описан для риса (Shimabuku, 1960).

G. davidsonii характеризуется наличием одной инициальной клетки (или группы клеток) в центре самого кончика корня, которая, разделяясь по всем направлениям, дает начало всем гистогенам. Однако она не отличается по размерам от своих производных. Границы зон малозаметны. Клетки колюмеллы в отличие от других видов,

у которых они узкие и удлиненные в горизонтальном направлении, у этого вида имеют более или менее четырехгранную форму; вертикальное расположение рядов клеток до некоторой степени нарушается, так как, вероятно, наряду с антиклинальными делениями имеют место и периклинальные (рис. 5).

Итак, исследование строения кончика корня покоящегося зародыша шести видов хлопчатника показало, что в пределах этого рода имеются четыре типа. Эти типы строения, особенно обнаруженные у *G. hirsutum* L., *G. herbaceum* L. и *G. davidsonii* Kell., ясно отличаются друг от друга и встречаются как среди двудольных, так и среди однодольных растений.

В литературе известны факты разного строения кончика корня у видов одного рода. Однако в настоящее время материал по сравнительной анатомии кончика корня только накапливается, поэтому мы воздерживаемся от обсуждения родственных связей исследованных видов хлопчатника только на основании строения их корешка. Но укажем, что этот признак может быть использован для различения видов в зародышевой фазе развития.

Литература

Гуляев В. А. (1958). Некоторые данные о развитии верхушечных меристем пшеницы. Тр. по прикл. бот., генет. и селекц. Сб. пушкинск. лабор. ВИРа, 1. — Гуляев В. А. (1961). Некоторые данные о развитии верхушечных меристем. В сб.: Морфогенез растений, II. — Раздорский В. Ф. (1949). Анатомия растений. — Deshpande B. D. (1960). Root apical meristems in Monocots. I. Root apex organisation in some members of *Amaryllidaceae*. V. Ind. Bot. Soc., 39, 1 : 126—132. — Esau K. (1960). Anatomy of seed plants. — Guttenberg H. (1960). Grünzuge der Histogenese der höheren Pflanzen. — Janczewski E. de. (1874). Recherches sur l'accroisement terminal des racines dans les Phanerogames. Ann. Sci. Nat. Bot., Ser V, 20 : 162—201. — Pillai S. K. a. A. Pillai. (1961). Root apical organisation in Monocotyledons *Marantaceae*. Proc. Ind. Acad. Sci., 53, 6 : 302—317. — Pillai S. K., A. Pillai a. S. Sachdeva. (1961). Root apical organisation in Monocotyledons *Zingiberaceae*. Proc. Ind. Acad. Sci., 53, 5 : 240—256. — Popham (1952). Developmental Plant anatomy. — Shimabuku K. (1960). Observation in the apical meristems of rice roots. Shimabuku Kei-ichi (Секубуцугаку дзасси) Bot. Mag., Tokyo, 73, 859 : 22—28.

Институт генетики
и
физиологии растений
Академии наук
Узбекской ССР,
г. Ташкент.

(Получено 26 II 1962).

В. И. Некрасов, Л. С. Вартазарова и Н. А. Бородина

ПОЯВЛЕНИЕ ОБОЕПОЛОГО СОЦВЕТИЯ У БЕРЕЗЫ ЯПОНСКОЙ В УСЛОВИЯХ ИНТРОДУКЦИИ

С 3 рисунками

Явления атавизма, наблюдаемые у растений, иногда помогают познать многие неясные стороны эволюционного процесса. Поэтому ветка березы японской (*Betula japonica* Sieb.) с обоеполой сережкой (рис. 1), обнаруженная 14 мая 1960 г. в дендрарии Главного ботанического сада АН СССР, несомненно представляет интерес как для выяснения эволюции репродуктивных органов ветроопыляемых видов, так и с точки зрения вопроса о смещении пола у растений.

В литературе по тератологии неоднократно отмечались случаи появления двуполых соцветий у растений семейства *Betulaceae* (Курдиани, 1914; Zimmermann, 1922; Федоров, 1947). Береза, на которой найдена ветка с обоеполой сережкой, имеет диаметр на высоте груди 3.5 см и достигла к 10-летнему возрасту 3 м высоты. Цветение и плодоношение этой березы наблюдалось с 1957 г. Как показано в работах целого ряда авторов, занимающихся вопросами сексуализации и тератологии, в начальный период плодоношения растений образование генеративных органов в большей степени подвержено влиянию внешних факторов, чем в последующие годы. Весьма показателен и тот факт, что обоеполая сережка встречена у березы, произрастающей не в естественном местообитании, а в условиях интродукции. К тому же растение выращено из семян репродукции Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде, т. е. полученных также в условиях интродукции. Среди ранее отмеченных случаев появления двуполых соцветий большинство также относится к интродуцированным древесным породам. Это служит дополнительным подтверждением огромной роли внешних факторов

(света, температуры, минеральных веществ и т. д.) в формировании пола у растений, весьма полно раскрытой в работах Е. Г. Мининой (1952, 1960).

Обоеполая сережка найдена на побеге 1959 г. Общая длина ее 1.5 см, пестичные цветки расположены у основания сережки и занимают 0.7 см по ее длине, затем следует зона амфиспорангиатных цветков, протяженностью около 0.1 см, и на долю тычиночных цветков приходится 0.7 см. Таким образом, по протяженности зоны женских и мужских цветков одинаковы.

Интересно отметить, что по расположению цветков в соцветии сережка *Betula japonica* отличается от описанных ранее двуполых сережек порядка *Fagales*. Во всех известных случаях (Федоров, 1947) тычиночные цветки, как правило, находились у основания сережки, затем следовали амфиспорангиатные цветки и на вершине соцветия располагались пестичные цветки. У описываемого дерева выше по побегу, на расстоянии 4 см от обоеполой сережки, находится типичное мужское соцветие. Оно превосходит аномальную сережку не только по длине, но и по толщине. В засушенном виде это соцветие имеет ширину более 4 мм, в то время как обоеполая сережка в пестичной части достигает 2 мм, а в тычиночной 3 мм ширины. Несмотря на уменьшенные размеры, обе части аномальной сережки имеют внешне вполне развитые пестики и пыльники. Пыльца, собранная с двуполой сережки, морфологически ничем не отличалась от пыльцы типично мужской сережки и оказалась вполне жизнеспособной. Мы проделали реакцию на пероксидазу (Мауринь и Кауров, 1956) путем воздействия на пыльцу водным раствором гваяковой смолы с добавлением перекиси водорода; при этом 56% ее окрашивалось в интенсивный оранжевый цвет. Следует учесть, что проверка жизнеспособности пыльцы проводилась после суточного содержания ветки в гербарной папке при комнатной температуре, поэтому ветка и сережка с пыльниками значительно подсохли. К сожалению, не удалось проследить за развитием семян обоеполой сережки ввиду необходимости изучения морфологии ее цветков, строение которых представляло несомненный интерес.



Рис. 1. Ветка *Betula japonica* с обоеполой сережкой.

Как известно (Курсанов, Комарницкий и др., 1951), нормально развитая мужская сережка березы образована дихазиями. Каждый дихазий в свою очередь состоит из трех цветков. Средний цветок имеет два прицветных листочка, которые вместе с общим кроющим листочком составляют внешние покровы дихазия (рис. 2, *а*). Каждый цветок обладает двумя тычинками и двумя листочками околоцветника, один из которых может быть редуцирован или часто отсутствует вовсе (рис. 2, *б*).

В аномальной сережке мужские дихазии имеют вполне нормальное строение, за исключением немного укороченных тычиночных нитей. Большинство пыльников к моменту нахождения сережки созрели и вскрылись. Некоторые цветки в самой верхней части сережки, несколько отстав в развитии, имели нераскрытые пыльники зеленого цвета. Наибольший интерес представляет строение цветков в средней части сережки. Здесь на протяжении 1 мм имеются цветки с весьма различным строением. Ближе к женской половине сережки исчезают элементы мужского дихазия и появляются элементы, свойственные нормальному женскому дихазию. Первыми в переходной зоне, в части, прилегающей непосредственно к мужской половине сережки, появляются цветки с покровами, характерными для мужских цветков, но с сильно недоразвитыми тычинками. Полностью отсутствуют тычиночные нити и их связники, а уменьшенные в размерах зеленые пыльники расположены плотной группой в основании дихазия (рис. 2, *в*). На следующей стадии перехода сохраняются покровные части тычиночного цветка, но сами генеративные органы, находясь в зачаточном состоянии, неясно различимы (рис. 2, *г*). Еще ближе к женской половине сережки встречаются дихазии с тремя прицветными листочками и с сохраняющимся околоцветником при каждом цветке, но наличие развитого пестика свидетельствует о приближении строения цветка к женскому типу (рис. 2, *д*). Последними в переходной зоне расположены дихазии, состоящие из цветков с пестиками без околоцветника, что еще более сближает их с нормальными женскими цветками. Но сохранившиеся два прицветника и кроющий лист, правда уже утратившие плотность и темную окраску, свойственную мужским дихазиям, свидетель-

ствуют о переходном характере и двойственной природе цветков этого типа (рис. 2, *е*). Далее за переходной зоной, в нижней части соцветия, дихазии имеют строение, типичное для нормальной женской сережки и состоят из трехлопастного прицветного листа и трех цветков, каждый из которых обладает одним пестиком с двумя рыльцами (рис. 2, *ж*).

При объяснении причин появления такого рода аномалий встречается целый ряд трудностей, так как в период заложения и развития цветочных почек аномалии, как правило, остаются незамеченными. Одни авторы объясняют их возникновение лишь

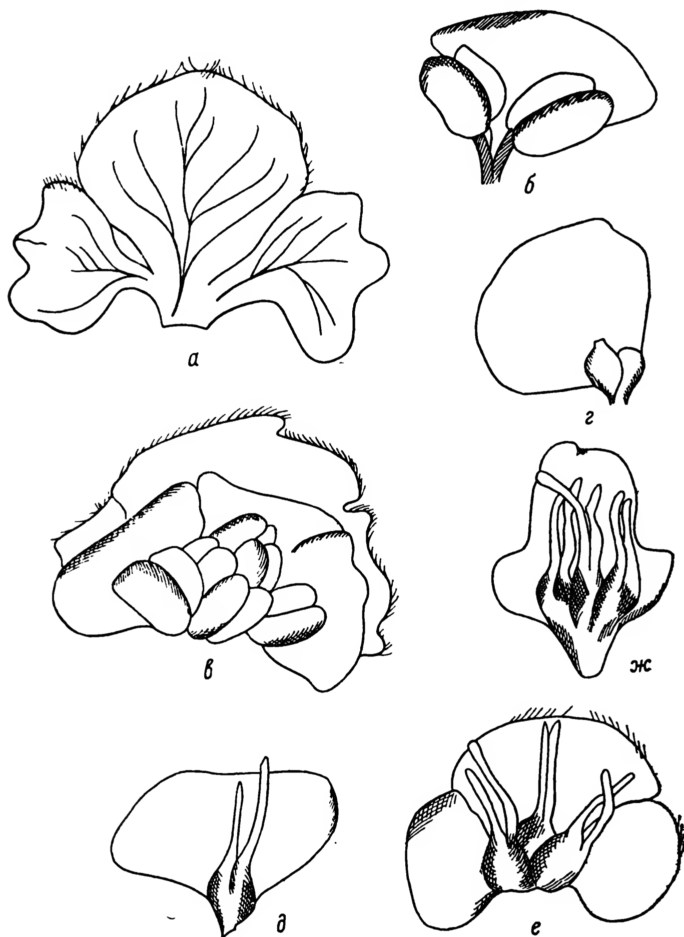


Рис. 2. Строение цветков обоеполой сережки *Betula japonica*.

а — кроющий листочек мужского дихазия с прицветниками; *б* — нормальный цветок мужского дихазия; *в* — дихазий в амфиспорангиатной части аномальной сережки с плотной группой пыльников в основании; *г* — амфиспорангиатный цветок с зачатками генеративных органов и околоцветником; *д* — амфиспорангиатный цветок с сохранившимся околоцветником и развитым пестиком; *е* — амфиспорангиатный дихазий с раздельными прицветниками, кроющим листом и с развитыми пестиками; *ж* — нормальный женский дихазий в нижней части сережки.

внешними воздействиями, другие видят причины в самом организме растения, сторонники третьей точки зрения не придают универсального значения ни одному из этих факторов, считая, что аномалии в каждом отдельном случае возникают в результате конкретных комбинаций как внешних, так и внутренних факторов.

Механизм появления двуполых сережек до сих пор остается невыясненным. На примере сережки *Betula japonica* удается несколько более подробно представить возможные причины развития аномалии. Внимательное рассмотрение побега, несущего двуполую сережку, показало, что у *B. japonica* в 1959 г. было два прироста, причем почка, из которой развилась аномальная сережка, расположена вблизи рубчика, отделяющего первый (весенний) прирост от второго (летнего). Можно предположить, что при развитии тычиночной сережки летом 1959 г. в силу каких-то внешних причин произошла за-

держка роста побега, а вместе с ним и почки, давшей аномальную сережку, и из неполностью раскрывшейся почки появилась лишь часть сережки (рис. 3).

Торможение дальнейшего роста и формирования соцветия было вызвано, видимо, теми же причинами, какими было обусловлено прекращение роста всего побега. После начала второго прироста соцветие не возобновило роста и осталось зимовать, неполностью освободившись от покровов почки. Условия формирования цветков в различных частях соцветия, вероятно, и привели к тому, что в недифференцированной части сережки, находившейся под покровами почки, сформировались пестичные цветки, а в переходной зоне неполного покрытия сережки чешуйками почки — амфиспорангиатные цветки; на той же части соцветия, которая находилась вне почки, развились тычиночные цветки.

Какие же конкретные условия могли оказать влияние на характер пола в пределах одного соцветия? Решающую роль, по-видимому, сыграли условия освещения и влажности. Разница в интенсивности испарения воды между нормальными и лишенными чешуй почками, например у бузины, достигает 36% за три дня (Кеммер и Шульц, 1958). Различная величина испарения могла привести в свою очередь к неодинаковой концентрации минеральных веществ и к другим изменениям в клетках. Световой режим под покровами почки, конечно, значительно отличается от условий освещения той части сережки, которая свободна от них. Что касается температурных условий, то, как показано Кеммером и Шульцем (1958), покровы почек очень слабо защищают от холода. Следовательно, все части аномальной сережки *B. japonica* находились при одинаковой температуре. Но следует учесть, что ткани пестичной части сережки в основном дифференцировались в осенне-зимний период и пониженные температуры, конечно, благоприятствовали женской их сексуализации (Минина и Полозова, 1952).

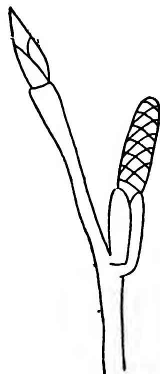


Рис. 3. Состояние сережки после прекращения роста побега.

Исходя из рассмотренного выше варианта механизма возникновения обоеполой сережки *B. japonica*, можно заключить, что в осенне-зимний период обе части сережки находились в неодинаковых условиях освещения и влажности. Следовательно, эти условия сыграли определенную роль в развитии пола у отдельных частей аномальной сережки.

При рассмотрении морфологии двуполой сережки заметна тесная связь между пестичными и тычиночными структурами; это подтверждает мнение о том, что на пути перехода от обоеполых цветков к раздельнополым одним из этапов филогенетического развития было разделение тычиночных и пестичных цветков лишь в пределах соцветия.

Появление амфиспорангиатных цветков в средней части сережки *B. japonica* на первый взгляд говорит о непонятном до сих пор «перескакивании» через филогенетические стадии в онтогенезе из «этажа в этаж», как это было отмечено Б. М. Козо-Полянским (1937) и А. А. Федоровым (1947). Однако выше было отмечено, что световой режим и условия влажности в зоне амфиспорангиатных цветков в период их формирования были промежуточными между соответствующими условиями под покровом почки и вне его. Нетрудно заметить, что образование амфиспорангиатных цветков у *B. japonica* соответствует их местоположению, а следовательно, строго определенным условиям освещения, влажности и воздушного режима. Это обязательно следует учитывать при рассмотрении значения атавистических признаков для обоснования или опровержения биогенетического закона в применении к тем или иным растениям.

Безусловно, следует согласиться с Мининой (1952), что «все наблюдаемые модификации пола у растений в большинстве случаев вызваны влиянием внешней среды». С этих позиций, по-видимому, их следует рассматривать при выяснении эволюционной стороны вопроса.

В заключение следует сказать, что необходимо попытаться экспериментальным путем вызвать развитие аналогичных аномалий у растений сем. *Betulaceae*. Многочисленные опыты по искусственному смещению пола у дуба, проведенные Е. Г. Мининой и Л. Я. Полозовой (1952), свидетельствуют о возможности постановки такого рода экспериментов.

Литература

Кеммер Э. и Ф. Шульц. (1958). Проблема морозоустойчивости плодовых культур. — Козо-Полянский Б. М. (1937). Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. — Курдиани С. З. (1914). Из биологии плодоношения лесных пород. О партенокарпии и партеноспермии. Сельск. хоз. и лесовод., 224, 1. — Курсанов Л. И., Н. А. Комарницкий и др. (1951). Ботаника, II. — Мауринь А. М. и И. А. Кауров. (1956). Сравнение методов определения жизнеспособности пыльцы древесных пород. Бот. журн., 1. — Минина Е. Г. (1952). Смещение пола у растений воздействием факторов внешней среды. — Минина Е. Г. (1960). Определение пола у лесных древесных растений. Тр. Инст. леса

АН СССР, XLVII, 2. — Минина Е. Г. и Л. Я. Полозова. (1952). Условия женской сексуализации почек дуба. ДАН СССР, 86, 1. — Федоров А. А. (1947). Аномалии в строении соцветий *Alnus kamtschatica* (Call.) Kom. и их возможное толкование. Сов. бот., XV, 2. — Zimmermann W. (1922). Eigenartige Blütenverhältnisse bei *Alnus* und Beobachtungen an *Betula*, *Corylus* und *Carpinus*. Mitteil. deutsch. Dendrolog. Gesellsch., 8.

Главный ботанический сад
Академии наук СССР,
Москва.

(Получено 3 III 1961).

З. Ш. Шамсутдинов и Ю. Парпиев

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *FERULA ASSA FOETIDA* L. В УСЛОВИЯХ ПУСТЫНИ КЗЫЛ-КУМЫ

С 1 рисунком

Ферула дурнопахнущая — *Ferula assa foetida* L. — многолетнее монокарпическое растение из семейства зонтичных.

Ареал распространения ферулы, по Е. П. Коровину (1947), таков: Афганистан близ Герата, Иран, пустыня Кзыл-Кум до Аральского моря, пустыня Муюн-Кум до гор Хан-Тау, Бадхыз, Каршинская степь, Мирзачуль.

В Узбекистане наиболее густые заросли ферулы встречаются в юго-западной части Кзыл-Кумов, в Кенимех и Ургенч чулях. Здесь ферула является ландшафтным растением. Она хорошо произрастает на маломощных песках, пустынных опесчаненных почвах; хуже развивается на гипсоносных почвах. Растение достигает 80—120 см высоты, имеет крупное шаровидное соцветие и большое количество прикорневых листьев (см. рисунок).

Ферула находится в фазе розетки в течение 6—8—10 лет, после чего выбрасывает стебель и образует соцветие. В розеточной фазе в корнях накапливается большое количество органических веществ. Вес корней доходит от 2—3 до 5—6 кг воздушно-сухого веса. В корнях, по данным И. Л. Захарьянца (1943), содержится значительное количество крахмала и углеводов. В возрасте восьми лет в ее корнях находили 19.58% растворимых сахаров, 17.63% крахмала и 18.5% гемицеллюлозы на абсолютно сухой вес. Такое большое количество пластических веществ очень быстро расходуется в год образования высокого стебля и соцветия.

По данным Захарьянца (1943), стебель ферулы в сутки имеет прирост до 17 см. Вегетация ее происходит весной в течение 2—3 месяцев.

По нашим наблюдениям, отрастание ферулы в условиях южных Кзыл-Кумов (урочище Аяк-Агитма) начинается в конце марта—начале апреля, интенсивное образование листьев — в первой декаде апреля, цветение — в конце апреля, плодообразование — в начале мая и созревание семян — в конце мая.

Многие авторы (Морозова, 1946; Яров, 1951; Ларин, 1956; Гаевская, 1958; Нечаева и др., 1959, и др.) относят ферулу к группе хороших кормовых растений. Верблюды хорошо поедают ее в зеленом виде, а овцы — в сухом. Семена ферулы представляют собой высокопитательный концентрированный корм. По данным О. И. Морозовой (1946), семена ферулы содержат 18.18% протеина, 19.91% белка, 7.47% жира, 25.11% клетчатки, 37.58% безазотистых экстрактивных веществ и 11.66% золы, а листья соответственно: 29.49, 17.15, 4.09, 13.74, 90.98 и 16.70% на абсолютно сухое вещество.

Среди пустынных кормовых растений ферула является видом, производящим достаточно много кормовой массы. Так, например, согласно Морозовой (1946), запас кормовой массы одних только листьев составляет 20—40 кг/га. На одном растении количество семян колеблется от 3000 до 20 000, а вес семян с одного растения колеблется от 100 до 1000 г.

По данным А. Д. Ли (1959), в юго-западных Кзыл-Кумах на песчаных почвах урожайность ферулы при густоте стояния 500 растений на 1 га колеблется от 10 до 30 ц/га, а на гипсовых почвах от 5 до 15 ц/га.

Согласно И. И. Ярову (1951), на пастбищах совхоза «Кенимех» в районе Кол Кусай количество растений на 1 га составляет до 2500, одно растение дает до 0.5 кг семян, а с 1 га зарослей ферулы можно собрать до 10—12 ц семян.

По нашим данным, в условиях южных Кзыл-Кумов в урочище Аяк-Агитма густота стояния ферулы составила в 1960 г. от 300—500 до 7000 растений на 1 га. Средний урожай зеленой массы равнялся 25 ц/га, а сухой 5.7 ц/га. На одном растении было от 9000 до 12 000 семян при среднем их абсолютном весе 26.5 г.

Хорошие кормовые качества и относительная высокая урожайность ферулы на пастбищах пустынь говорят о необходимости изучения экологии и биологии этого растения с целью введения его в культуру.

Нами в условиях южных Кзыл-Кумов (Аяк-Агитминская опытная станция) в 1960 г. проведено изучение некоторых эколого-физиологических особенностей ферулы. Изучались интенсивность транспирации — методом Л. А. Иванова (1918), сосущая сила листьев — методом струек (С. М. Шардаков, 1938) и дневной водный дефицит (С. М. Литвинов, 1951).

Все эти показатели водного режима изучались у ферулы наряду с другими пустынными растениями — полынью (*Artemisia diffusa*), осокой песчаной (*Carex physodes*), мятликом живородящим (*Poa bulbosa*) и др.

Интересные данные по интенсивности транспирации ферулы получены при сравнении с другими растениями пустыни Кзыл-Кумы (табл. 1).

Материалы табл. 1 показывают, что ферула среди эфемероидов отличается меньшими показателями транспирации. У нее среднедневная интенсивность транспирации



Ferula assa foetida L. в Узбекистане.

составила 2 апреля 1726, 14 апреля 1298 и 9 мая 415 мг воды в 1 час на 1 г сырой массы, у осоки песчаной соответственно 1727, 1749 и 1480, а у мятлика живородящего 2745, 1900 и 1445 мг. Самые низкие показатели интенсивности транспирации наблюдались у типичного представителя флоры Кзыл-Кумов — полыни.

Максимальные величины интенсивности транспирации в течение светлых часов дня наблюдались 2 апреля у ферулы в 12 часов дня (2820 мг/час), у осоки песчаной в 14 часов (2546 мг/час), у мятлика живородящего в 12 часов дня (3810 мг/час) и у полыни также в 12 часов дня (1444 мг/час).

Полученные метериалы по интенсивности транспирации позволяют отнести ферулу к группе умеренно транспирирующих растений; она расходует на транспирацию (на единицу сырой массы за 1 час) по сравнению с эфемероидами (осокой песчаной и мятликом живородящим) гораздо меньше воды, а по сравнению с ксерофильными растениями (полынью) несколько больше воды.

Изучение других показателей водного режима (содержание воды в листьях, дневной водный дефицит, сосущая сила листьев) позволяет думать, что в течение всего вегетационного периода ферула находилась в сравнительно лучших условиях водоснабжения. Из табл. 2 видно, что в апреле и в первой половине мая содержание воды в листьях ферулы составляло 77.8—75.4%, у осоки 63.2—55.6, у мятлика живородящего 86.0—58.0, а у полыни 69.0—64.2%.

Следовательно, содержание воды в тканях листьев ферулы было заметно выше, чем у таких эфемероидов, как осока песчаная и мятлик живородящий, а также по сравнению с ксерофитом — полынью. О лучших условиях водоснабжения у растений ферулы говорят также данные по дневному водному дефициту (табл. 2).

Дневной водный дефицит ферулы, определенный в час наибольшего напряжения климатических факторов (13 час), всегда ниже по сравнению с другими эфемероидами и значительно ниже в начале ксеротермического сезона по сравнению с полынью. Важным показателем водного режима растений является величина сосущей силы.

ТАБЛИЦА 1

Интенсивность транспирации некоторых растений в условиях южных Кзыл-Кумов (уроч. Аяк-Агитма, 1960 г.)

Дата определения	Часы определения	Интенсивность транспирации в мг на 1 г сырой массы за 1 час				Температура воздуха (в °C)	Относительная влажность воздуха (в %)
		ферула дурнопахнущая	осока песчаная	мятлик живородящий	полынь развесистая		
2 IV	8	812	1130	2558	438	12.2	58
	10	1288	1762	2308	1044	21.0	27
	12	2820	2160	3810	1444	25.0	20
	14	2132	2546	3162	806	28.0	15
	16	1582	1040	1890	1402	27.4	15
Среднее	—	1726	1727	2745	1026	—	—
14 IV	8	900	2010	1576	462	7.4	53
	10	1728	2144	1624	916	14.2	39
	12	1248	2520	1954	1094	31.4	38
	14	1454	1570	3014	832	27.2	19
	16	1162	502	1336	830	21.3	27
Среднее	—	1298	1749	1900	826	—	—
9 V	8	546	1162	1900	352	12.4	46
	10	3 8	1320	1212	588	15.6	35
	12	354	1768	2000	494	25.2	29
	14	380	1028	1007	584	23.5	31
	16	400	2126	1108	380	24.4	30
Среднее	—	415	1480	1445	479	—	—

У ферулы в начале апреля она составляла 4.6 атм., а к концу вегетации (12 V), в фазе замедления роста, возросла до 19.9 атм. (табл. 3). Очевидно, повышение сосущей силы листьев ферулы в начале ксеротермического сезона является важнейшей экологической чертой этого растения, обусловливающей использование ею труднодоступных запасов влаги в почве и в известной мере снижающей интенсивность транспирации. Благодаря этим особенностям ферула дольше вегетирует, чем обычная эфемеровая растительность.

ТАБЛИЦА 2

Дневной водный дефицит и содержание влаги в листьях некоторых растений (в %) в условиях южных Кзыл-Кумов (уроч. Аяк-Агитма, 1960 г.; определения проведены в 13 час.)

Дата определения	Ферула дурнопахнущая		Осока песчаная		Мятлик живородящий		Полынь развесистая		Температура воздуха (в °C)	Характеристика погоды
	содержание воды	водный дефицит	содержание воды	водный дефицит	содержание воды	водный дефицит	содержание воды	водный дефицит		
12 IV	77.8	20.3	63.2	27.0	—	—	69.0	16.7	19.4	Ветер 8—12 м/сек.
21 IV	76.9	19.2	61.6	29.1	86.0	23.3	79.4	13.1	21.4	Ветер 8—10 м/сек.
11 V	75.4	20.0	55.6	—	58.0	24.7	64.2	32.4	28.2	Ясно, тихо.

В. А. Бурыгин и Н. С. Запрометова (1954), изучая экологические особенности некоторых растений низкогорий Нуратау, установили большую роль в жизни ряда травянистых многолетников (ревены, катран, эмеростахис, леонтице, ферула и др.) мощных подземных органов.

ТАБЛИЦА 3

Сосущая сила листьев ферулы в условиях южных Кзыл-Кумов (уроч. Аяк-Агитма, 1960 г.; определения проведены в 13 час.)

Дата определения	Фаза развития	Величина сосущей силы (в атм.)	Характеристика погоды
17 IV	Отрастание	4.6	Облачно, ветер 2—4 м/сек, температура 15—16°.
23 IV	Интенсивный рост	9.7	Малооблачно, тихо, температура 24°.
12 V	Замедление роста; конец вегетации	19.9	Ясно, тихо, температура 30°.

В них запасается значительное количество воды, используя которую ферула значительно продлевает вегетацию при недостатке почвенной влаги в корнеобитаемом слое почвы.

Итак, важнейшими эколого-физиологическими особенностями ферулы являются следующие: более длинный вегетационный период по сравнению с такими эфемероидами, как осока песчаная и мятлик живородящий, относительно низкие величины интенсивности транспирации и достаточно большая сосущая сила листьев при довольно высоком содержании в них воды. Большое значение имеют мощные мясистые корни, содержащие запасы воды, используемые ферулой в начале ксеротермического сезона в пустыне. Такие экологические черты ферулы, несмотря на ее в целом мезофильную природу, определяют возможность существования этого интересного растения в суровых условиях пустыни.

Литература

Бурыгин В. А., Н. С. Запрометова. (1954). О водном режиме некоторых растений низкогорий Нуратау. В сб.: Матер. по растит. пустынь и низкогорий Средней Азии. — Гаевская Л. С. (1958). Главные кормовые растения пастбищ Средней Азии. — Захарьянц И. Л. (1943). Обмен веществ и фотосинтез у *Ferula assa foetida* L. Бот. журн., 6. — Иванов Л. А. (1918). О методике определения испарения растений в естественных условиях их произрастания. Лесн. журн., 1. — Коровин Е. П. (1947). Иллюстрированная монография рода *Ferula* Tourn. — Ларин И. В. (1956). Луговодство и пастбищное хозяйство. — Ли А. Д. (1959). О комплексном использовании кавракa — *Ferula assa foetida* L. Узб. биолог. журн., 3. — Литвинов Л. С. (1951). О почвенной засухе и устойчивости растений к ней. — Морозова О. И. (1946). Пастбищное хозяйство в каракулеводстве Средней Азии. — Нечаева Н. Т., С. Я. Приходько, А. Н. Башкатова, Р. М. Киянова. (1959). Опыт улучшения пустынных пастбищ в Туркменистане. — Шардаков В. С. (1938). Новый полевой метод определения сосущей силы растений. Изв. АН СССР, сер. биолог., 5—6. — Яров И. И. (1951). Максимально использовать семена каврака на корм каракульским овцам. Каракулевод. и зверовод., 4.

Всесоюзный институт каракулеводства,
г. Самарканд.

(Получено 25 VII 1961).

Буи Гуи Дап и Нгуэн Хуу Тхуок

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПЛОДОНОСЯЩИХ ПОБЕГОВ ЦИТРУСОВЫХ

С 4 рисунками

Мы уже публиковали в Ботаническом журнале наши наблюдения над явлением, свойственным побегам цитрусовых: естественным опадением верхушек побегов (Буи Гуи Дап и Нгуэн Хуу Тхуок, 1962). Настоящая статья является продолжением предыдущей и излагает наши наблюдения над плодоносящими побегами цитрусовых на плантации Института агрономии и лесоводства в Ханое, уже упомянутой в вышеуказанной статье (изучались деревья, привитые в 1958 г. и начавшие цвести в 1961 г.).

I. Закономерности появления плодоносящих побегов

Время появления первых плодоносящих побегов на культивируемом дереве представляет собой биологическую особенность, в равной мере интересующую теоретиков и практиков как в области древоводства, так и цитрусоводства. Для деревьев, размножаемых путем прививки, побеги принято обозначать номерами: № 0 — главный побег, развивающийся от глазка привоя, № 1 — побеги, развивающиеся на главном побеге, № 2 — побеги, возникающие на побегах № 1, № 3 — побеги, возникающие на побегах № 2, и т. д. Несколько советских авторов, в том числе Е. И. Гусева (1954), сообщали, что в СССР цитрусовые обычно приступают к плодоношению, начиная с побегов номер 4. Некоторые китайские авторы, в частности Танг Шен-иао (1957), пишут, что в Китае у цитрусовых могут начать плодоносить побеги № 3 и даже № 2.

Чтобы выяснить этот вопрос в климатических и агротехнических условиях ДРВ, мы шаг за шагом проследили за появлением первых плодоносящих побегов для 4 видов цитрусовых: *Citrus sinensis*[1] (Cam Xa Doai), *C. nobilis* (1) (Cam Giay), *C. nobilis* (2) (Quit Bo Ha), *Citrus* sp. (Cam Bo Ha) и *C. limonum* (Chanh Gay). Исследования проводились на молодой плантации, уже упомянутой выше. Наблюдения осуществлялись за несколькими деревьями каждого вида. Ниже приводятся средние данные (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

Появление первых плодоносящих побегов у четырех видов *Citrus*

Виды	Порядковые номера побегов, начинающих плодоносить	Число плодоносящих побегов	Процент общего числа плодоносящих побегов
Citrus sinensis	2	3	1.2
	3	33	13.5
	4	177	71.9
	5	29	11.8
	6	4	1.6
C. nobilis (1)	2	3	0.5
	3	187	31.6
	4	195	33.2
	5	122	20.6
	6	83	14.0
C. nobilis (2)	2	4	1.7
	3	46	19.5
	4	67	28.5
	5	98	41.7
	6	20	8.5
Citrus sp.	2	17	2.5
	3	135	20.0
	4	330	48.8
	5	157	23.2
	6	37	5.4
C. limonum	2	6	3.0
	3	18	9.0
	4	54	27.2
	5	46	23.2
	6	58	29.2
	7	16	0.8

Изучение табл. 1 показывает, что у всех видов цитрусовых, культивируемых во ДРВ и являющихся объектом настоящего исследования, могут плодоносить уже побеги № 2 (при размножении их путем прививки). Однако между отдельными видами все же существуют некоторые различия. У *Citrus sinensis* наиболее многочисленны плодоносящие побеги №4 (71.9%), тогда как процент побегов других номеров (№ 3 и № 5) сравнительно низкий. У *C. nobilis* (1) количество плодоносящих побегов № 3 и № 4 мало различаются (31.6% и 33.2%), процент плодоносящих побегов № 5 у него довольно высокий. У *C. nobilis* (2) наиболее высок процент плодоносящих побегов № 5 (41.7%), вслед за ними идут плодоносящие побеги № 4 (28.5%). У *Citrus* sp. выше всего процент плодоносящих побегов № 4 (48.8%), а затем побегов № 5 (23.2%). У *Citrus limonum* больше всего плодоносящих побегов № 6 (29.2%), количество плодоносящих побегов № 4, № 5 и № 6 мало отличаются друг от друга.

Начало появления первых плодоносящих побегов на дереве находится в зависимости от интенсивности роста данного вида. *C. sinensis* и *Citrus* sp. обычно сравнительно слабо растут и у них преобладают плодоносящие побеги № 4. *C. limonum* обладает сравнительно сильным ростом, у него преобладают плодоносящие побеги № 6. *C. nobilis* имеет среднюю интенсивность роста и соответственно этому у него больше всего плодоносящих побегов №№ 3, 4 и 5.

II. Типы плодоносящих побегов

Плодоносящие побеги цитрусовых бывают различного типа. Классификация их была предметом многочисленных публикаций, но между разными авторами имеются расхождения. Гусева (1954) отмечает, что в условиях СССР наиболее существенными

[1] Здесь и далее видовые названия сохранены без изменений, по рукописи авторов (*примечание редакции*).

являются побеги летнего периода роста. Когда дерево начинает плодоносить, эти побеги могут быть представлены различными типами; они бывают вегетативными, плодоносящими либо смешанными.

Танг Шен-иао различает в условиях Китая четыре типа плодоносящих побегов: первый тип — междоузлий несколько, каждое из которых имеет по развитому листу; на верхушке побега только один цветок; второй тип — побег имеет также несколько междоузлий с вполне развитыми листьями; в пазухе каждого листа по одному цветку;









Рис. 1. Плодоносящие побеги цитрусовых.

Аа — подтип 1[а], *Citrus* sp., листья развиты, один цветок на верхушке; *Аб* — подтип 1[б], *Citrus sinensis*, побег укороченный, листья не развиты, один цветок на верхушке; *Ба* — подтип 2[а], *Citrus sinensis*, листья развиты, цветки в пазухах листьев; *Бб* — подтип 2[б], *Citrus* sp., побег укороченный, листья не развиты, цветки скучены.

третий тип — короткие плодушки с очень сближенными узлами; листья лишь в виде чешуй; в каждом узле по одному цветку; четвертый тип — чрезвычайно короткие плодушки с крайне редуцированными междоузлиями; побег несет лишь один цветок на верхушке и может быть принят за цветоножку.

Некоторые авторы (в том числе Е. И. Гусева) ошибочно приняли плодоносящий побег четвертого типа за цветоножку и в результате приписали цитрусовым способность развивать цветки непосредственно на старой древесине прошлых лет (2-годичной, 3-годичной, 4-годичной и даже более старой).

Мы также изучали в условиях Вьетнама различные типы плодоносящих побегов. По нашим данным, плодоносящие побеги цитрусовых можно объединить в два основных типа, в каждом из которых имеются подтипы: первый — каждый плодоносящий

побег несет лишь один цветок на верхушке; подтип $1^{а}$ — побег несет хорошо развитые листья (рис. 1, *а*), подтип $1^{б}$ — побег чрезвычайно укорочен, без настоящих листьев (рис. 1, *б*); второй тип — каждый плодоносящий побег несет несколько цветков: подтип $2^{а}$ — побег длинный с хорошо развитыми листьями, одним цветком на верхушке и цветками в пазухах листьев (рис. 1, *Ба*); подтип $2^{б}$ — побег укороченный, листья лишь в виде чешуй, в каждом узле имеется по цветку; побег напоминает кисть цветков (рис. 1, *Бб*).

Мы наблюдали указанные типы плодоносящих побегов у различных видов изучаемых цитрусовых. Эти наблюдения сведены в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Биологические особенности различных типов плодоносящих побегов у видов *Citrus*

(средние данные)

Виды	Типы плодоносящих побегов	Плодоносящий побег средней длины				Самый длинный плодоносящий побег				Самый короткий плодоносящий побег			
		длина (в см)	число развитых листьев	число зачаточных листьев	число цветков	длина (в см)	число развитых листьев	число зачаточных листьев	число цветков	длина (в см)	число развитых листьев	число зачаточных листьев	число цветков
Citrus sinensis	$1^{а}$	4.5	4.3	3.5	1.0	6.5	4	3	1	1.2	1	6	1
	$1^{б}$	0.5	0.0	4.2	1.0	1.5	0	6	1	0.1	0	5	1
	$2^{а}$	3.4	2.8	4.0	4.6	6.5	7	3	5	0.7	1	3	3
	$2^{б}$	0.7	0.0	6.0	4.0	1.9	0	6	6	0.3	0	5	2
C. nobilis (1)	$1^{а}$	7.5	5.4	3.6	1.0	22.9	18	2	1	0.5	1	2	1
	$1^{б}$	0.4	0.0	3.6	1.0	1.5	0	3	1	0.1	0	3	1
C. nobilis (2)	$1^{а}$	4.2	4.4	1.4	1.0	9.2	7	3	1	0.1	1	2	1
	$1^{б}$	0.1	0.0	2.2	1.0	0.2	0	3	1	0.05	0	3	1
Citrus sp.	$1^{а}$	4.6	3.6	3.0	1.0	14.1	8	1	1	0.3	1	2	1
	$1^{б}$	0.3	0.0	4.0	1.0	1.9	0	3	1	0.1	0	3	1
	$2^{а}$	3.3	3.4	1.6	4.2	7.0	6	1	5	0.6	1	2	3
	$2^{б}$	0.5	0.0	4.6	2.8	0.8	0	6	5	0.3	0	5	3
C. limonum	$1^{а}$	7.1	4.2	5.5	1.0	17.1	11	8	1	0.5	1	4	1
	$1^{б}$	0.8	0.0	7.0	1.0	1.6	0	8	1	0.1	0	4	1
	$2^{а}$	3.9	3.7	4.2	5.7	11.7	7	4	6	0.8	1	6	5
	$2^{б}$	1.4	0.0	7.0	5.9	2.5	0	6	6	0.4	0	6	5

Изучение табл. 2 показывает, что у *C. sinensis*, *C. limonum* и *Citrus* sp. имеются плодоносящие побеги всех типов и подтипов, тогда как *C. nobilis* (1) и *C. nobilis* (2) обладают плодоносящими побегами лишь первого типа с двумя его подтипами ($1^{а}$ и $1^{б}$).

Как правило, плодоносящие побеги имеют небольшую длину; средняя длина их у различных видов цитрусовых не превышает 10 см. Средняя длина плодоносящих побегов подгруппы $1^{а}$ у *C. limonum* равна 7.1 см, а в той же подгруппе у *C. nobilis* (1) — 7.5 см. Эти виды, обладающие сравнительно интенсивным ростом, имеют наиболее длинные плодоносящие побеги (17.1 и 22.9 см).

У всех видов самыми короткими являются побеги подгруппы $1^{б}$, а наиболее длинными, как правило, побеги подгруппы $1^{а}$. Побеги подтипов $2^{а}$ и $2^{б}$ занимают промежуточное положение.

Что касается листьев, то лишь у побегов подтипов $1^{а}$ и $2^{а}$ они хорошо развиты, хотя число их и различно в каждом подтипе. Побеги подтипов $1^{б}$ и $2^{б}$ не имеют развитых листьев, последние существуют лишь в зачаточном состоянии и вскоре опадают.

На побегах подтипов $1^{а}$ и $2^{а}$, несущих хорошо развитые листья, всегда имеется также некоторое число зачаточных листьев, которые далее не развиваются. Именно эта биологическая особенность отличает плодоносящие побеги от вегетативных.

Количественное соотношение плодоносящих побегов различных типов варьирует у различных видов цитрусовых (табл. 3).

C. sinensis, *Citrus* sp. и *C. limonum* имеют все четыре подтипа плодоносящих побегов, тогда как у *C. nobilis* есть лишь подтипы $1^{а}$ и $1^{б}$. У *C. sinensis* преобладает подтип $2^{а}$ (35.0%), другие подтипы также представлены примерно в одинаковой пропорции (особенно подтипы $1^{а}$ и $1^{б}$). У *C. nobilis* явно преобладающим является подтип $1^{а}$, он составляет около 80—90% от общего числа плодоносящих побегов. У *Citrus* sp. доминирует подтип $1^{б}$ (50.8%), за ним следует подтип $1^{а}$ (25.8%). У *C. limonum* преобладающими являются подтипы $1^{б}$ и $2^{б}$ (40.1 и 35.7%).

Соотношение типов плодоносящих побегов определяет характер плодоношения различных видов цитрусовых. У *C. nobilis*, как правило, каждый побег несет лишь по одному плоду; ввиду того что плодоносящие побеги у этого вида сравнительно длинные, созревающие плоды хорошо видны. У *C. limonum* плоды часто расположены кистеобразно, однако он также дает одиночные плоды. *Citrus* sp. часто имеет одиночные плоды; благодаря сравнительно коротким плодоносящим побегам они довольно сильно скрыты в кроне. Что касается *C. sinensis*, то у него примерно равное соотношение плодов, расположенных кистеобразно и одиночных.

ТАБЛИЦА 3

Количественное соотношение плодоносящих побегов различных подтипов у видов *Citrus*

Виды	Типы побегов	Число побегов	Общее число побегов	Процент
Citrus sinensis	$1^{а}$	76	308	24.6
	$1^{б}$	67		21.8
	$2^{а}$	108		35.0
	$2^{б}$	57		16.6
C. nobilis (1)	$1^{а}$	673	800	82.1
	$1^{б}$	127		17.9
C. nobilis (2)	$1^{а}$	254	285	89.1
	$1^{б}$	31		10.9
Citrus sp.	$1^{а}$	195	755	25.8
	$1^{б}$	383		50.8
	$2^{а}$	127		16.8
	$2^{б}$	50		6.6
C. limonum	$1^{а}$	58	883	6.5
	$1^{б}$	355		40.1
	$2^{а}$	154		17.4
	$2^{б}$	316		35.8

III. Различие между плодоносящим побегом подтипа $1^{б}$ и цветоножкой

Некоторые авторы ошибочно приняли крайне укороченный плодоносящий побег, лишенный листьев и несущий лишь один цветок (подтип $1^{б}$), за цветоножку. Этот подтип плодоносящих побегов довольно часто встречается у *C. limonum* и у *Citrus* sp., а иногда и у *C. sinensis*. Из-за указанной ошибки эти авторы пришли к выводу, что цветки цитрусовых могут появляться на старой древесине, на побегах предыдущих лет. Мы пытались осветить этот вопрос, сравнивая морфологию и анатомию настоящей цветоножки и плодоносящего побега подтипа $1^{б}$.

Цветоножка не несет следов листовых зачатков, в то время как на плодоносящем побеге подтипа $1^{б}$ они всегда имеются. Даже невооруженным глазом можно отличить на таком побеге настоящую плодоножку от самого побега, хотя в отдельных случаях она и может быть длиннее, чем побег.

Цветоножка явственно отличается от побега и анатомически. На поперечном срезе цветоножки сосудисто-волокнистые пучки образуют группы, хорошо отделенные друг от друга, с древесиной, расположенной ковнутри, и с лубом — кнаружи (рис. 2, *в*). На поперечном срезе плодоносящих побегов сосудисто-волокнистые пучки соприкасаются друг с другом, образуя более или менее сплошное кольцо (рис. 2, *а*, *б*).

Приведенные наблюдения ясно показывают, что чрезвычайно укороченный плодоносящий побег подтипа $1^{б}$ все же является побегом и цветок развивается на нем.

Таким образом, цветки цитрусовых не вырастают на старой древесине. Как общее правило, на длинных и коротких побегах, на побегах с развитыми или с зачаточными листьями — всюду цветки цитрусовых развиваются на древесине текущего года.

При проведении соответствующих агротехнических мероприятий необходимо учитывать эту биологическую особенность плодоношения цитрусовых с тем, чтобы дерево могло ежегодно образовывать молодые побеги.

Изучение плодоносящих побегов различных видов цитрусовых, культивируемых в ДРВ, позволяет нам лучше понять процесс плодоношения у различных видов, биологические особенности различных плодоносящих побегов, их развитие. Это изу-

чение позволило также определить момент появления первых плодоносящих побегов у молодых деревьев, разобраться в соотношениях различных типов плодоносящих побегов и в отличиях между плодоносящим побегом и цветоножкой. Все эти данные позволяют нам определить соответствующие агротехнические мероприятия, обеспечивающие раннее и устойчивое плодоношение цитрусовых.

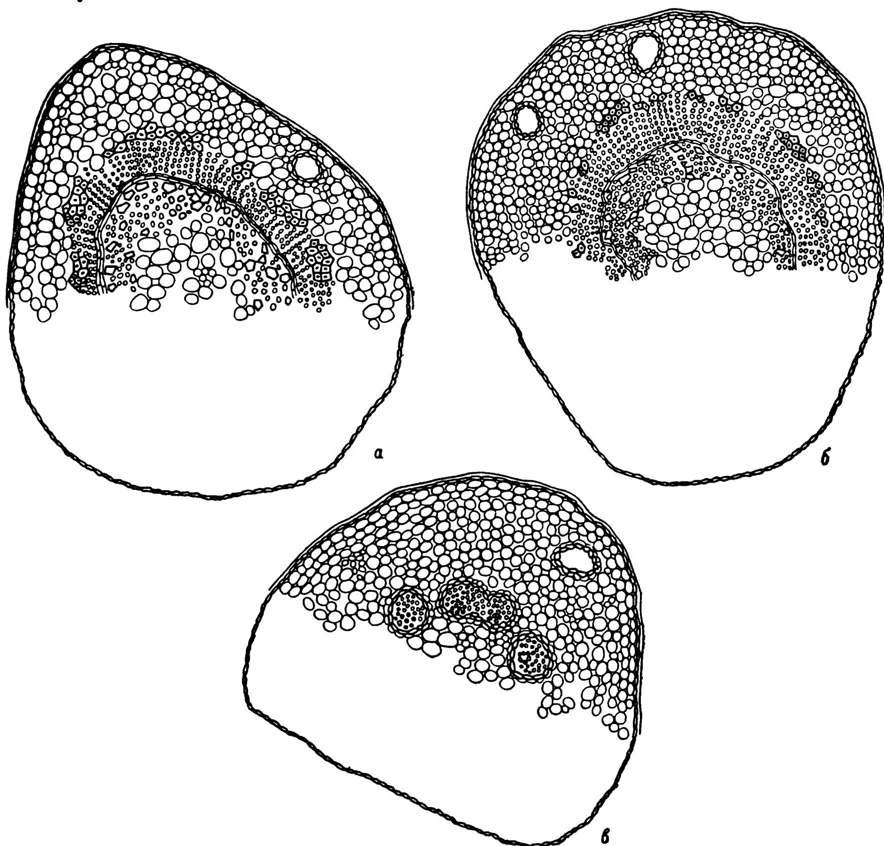


Рис. 2. Поперечный срез цветоножки верхушечного цветка на плодоносящем побеге подтипа 1б у *Citrus sinensis* (*в*); поперечный срез плодоносящего побега у *Citrus sinensis* (*а*, *б*).

а — подтип 1а; *б* — подтип 1б.

Литература

Гусева Е. И. (1954). Биологические основы обрезки цитрусовых с целью получения высоких и устойчивых урожаев (на китайском языке). — Екимов В. П. (1958). Плодовые деревья субтропиков (на китайском языке). — Капцинель М. А. (1950). Апельсин. — Курсанов Л. И., Н. А. Комарницкий, К. И. Мейер и др. (1958). Ботаника. — Максимов Н. А. (1958). Краткий курс физиологии растений. — Шитт П. Г. (1956). Биологические основы агротехники плодовых (на китайском языке). — Буи Гуи Дап. (1960). Тропические плоды — цитрусовые (вьетнамские изд.). — Буи Гуи Дап и Нгуэн Хуу Тхуок. (1962). Об естественном опадении верхушек побегов у культивируемых цитрусовых. Бот. журн., 1.— Танг Шен-иао. (1957). По поводу книги «Биологические основы обрезки цитрусовых с целью получения высоких и устойчивых урожаев». Acta agricult. sinica, 1 (на китайском языке).

Сельскохозяйственное министерство, г. Ханой.

(Получено 18 VI 1962).

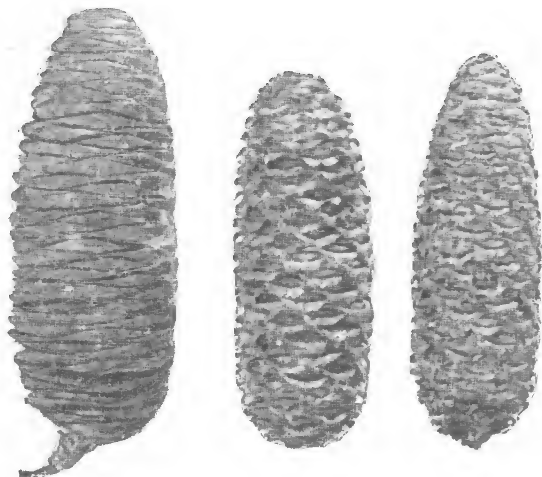
А. В. Бухтеева

О РАСПРОСТРАНЕНИИ ПИХТ НА САХАЛИНЕ

С 1 рисунком

Систематическим исследованиям представителей рода *Abies*, произрастающих на Сахалине, посвящен ряд работ (Флора СССР, 1934; Sugäwara, 1937; Кабанов, 1940; Толмачев, 1954, 1956). В литературе число видов сахалинских пихт, приводимых в разных работах, достигает четырех. Обобщение исследований сахалинских видов рода *Abies* сделано А. И. Толмачевым (1954). Выводы этой работы о том, что на Сахалине произрастают два вида пихт: *Abies sachalinensis* Schmidt и *A. mayriana* Miyabe et Kudo подтверждается нашими данными.

Нами изучалось распространение и соотношение между видами пихт на Сахалине. Работа проводилась в южной части острова по профилю от мыса Свободного (на Охотском побережье) до г. Невельска (на побережье Японского моря), по побережью Японского моря от г. Горнозаводска до Ильинска, на перешейке Пояске и на побережье Охотского моря от пос. Взморье до пос. Фирсово. В северной части острова заложена пробная площадь в бассейне р. Белой (правый приток р. Тыми). Кроме того, я получила образцы хвойных пород с южной части восточного побережья п-ва Крильон (от В. Г. Воронова), из Углегорской долины, с Бошняковского перевала и о-ва Кунашира (от А. М. Черняевой). В гербарии Сахалинского комплексного института имеются сборы пихты Майра из бассейна р. Славки (около 51° с. ш.) и с о-ва Итурупа. В каждой точке проведено от немногих до нескольких десятков наблюдений. Пихты различались только по генеративным органам (шишкам) как в полевых условиях, так и путем изучения собранных гербарных образцов.



Шишка пихты сахалинской (*слева*), место сбора пос. Фирсово; шишки пихты Майра (*справа*), место сбора г. Горнозаводск.

Недозрелые шишки обоих видов хорошо отличаются по окраске. Шишки пихты Майра (см. рисунок) имеют крупные кроющие чешуи, загнутые наружу вниз. Окраска этих чешуй у зрелых шишек светло-рыжая, у недозрелых варьирует от оливковой до светло-зеленой. Кроющие чешуи шишек сахалинской пихты почти достигают или достигают края семенных чешуй, но не выдаются над ними. Однако шиповидное остроконечие всегда несколько выдается над краем семенной чешуи. Шишки сахалинской пихты крупнее шишек пихты Майра, темно окрашенные, от темно-буровато-серых до черно-лиловых. Нами были встречены также промежуточные между этими двумя видами формы с кроющими чешуями, лишь слегка выступающими над семенными, не загнутыми вниз.

По вышеуказанным литературным источникам распространение этих пихт таково: сахалинская пихта распространена по всему Сахалину, Хоккайдо и южным Курильским островам, пихта Майра произрастает только на о-ве Хоккайдо и в южных районах Сахалина, доходя до 48° с. ш. (перешеек Поясок). По нашим же данным, пихта Майра широко распространена в южной части Сахалина и заходит много севернее 48° с. ш. На юге острова в темнохвойных лесах она является основной лесообразующей породой. Дальше к северу участие пихты Майра уменьшается, и в бассейне р. Белой по отношению к сахалинской пихте ее участие составляет примерно 40%. Бассейн р. Славки— это самая северная точка, для которой произрастание пихты Майра достоверно установлено. Но возможно, что где-либо она встречается и севернее.

Во флористическом списке для Курильских островов Д. П. Воробьева (1956) нет указания на нахождение там пихты Майра. По нашим данным, она встречается на о-вах Кунашире и Итурупе. Возможно, что она есть и на других южных Курильских островах.

Сахалинская пихта повсеместно распространена в северной и центральной частях Сахалина. В южной части острова она тяготеет к восточному побережью. На перешейке Пояске она присутствует в виде небольшой примеси порядка 10—25%. У с. Сугавара были произведены единичные сборы сахалинской пихты в Сусунайской долине. В юго-

западной части острова нашими многочисленными наблюдениями присутствие этого вида пихты не выявлено.

Таким образом, ареалы обоих видов пихт совпадают на Хоккайдо и заходят на южные Курильские острова. На Сахалине они не совпадают в северной и юго-западной частях острова. По-видимому, их границы близки к границам подзон: северная граница ареала пихты Майра близка к северной границе подзоны зеленомошных елово-пихтовых лесов с преобладанием ели (Толмачев, 1955), а юго-западная граница ареала пихты сахалинской совпадает с границей подзоны елово-пихтовых лесов с примесью широколиственных пород. Поэтому данную подзону можно характеризовать как подзону распространения елово-пихтовых лесов из пихты Майра с участием аянской ели.

Как лесообразующие породы, эти виды пихт также обнаруживают заметные различия. Пихта Майра господствует в южной части острова. Она является здесь основной лесообразующей породой. Примесь пихты сахалинской здесь невелика и неповсеместна. Ель принимает значительное участие лишь в перестойных лесах VII—IX классов возраста. Пихта сахалинская преобладает над пихтой Майра в северной части Сахалина, образуя второй ярус в зеленомошных елово-пихтовых лесах. Она нигде не образует насаждений, оставаясь везде только сопутствующей породой.

Как видно из сказанного, сахалинские виды пихт не только являются морфологически хорошо отграниченными видами, но различны и в географическом и фитоценотическом отношениях.

Литература

Воробьев Д. П. (1956). Материалы к флоре Курильских островов. Тр. ДВФАН СССР, III (V). — Кабанов Н. Е. (1940). Лесная растительность Советского Сахалина. — Толмачев А. И. (1954). К познанию пихт, произрастающих на о. Сахалине. Бот. матер. гербария Бот. инст. АН СССР. — Толмачев А. И. (1955). Геоботаническое районирование острова Сахалина. — Толмачев А. И. (1956). Деревья, кустарники и деревянистые лианы о. Сахалина. — Флора СССР. (1934). I. — Sugäwara Sh. (1937). Illustrated Flora of Saghalien, 1.

(Получено 16 II 1962).

Л. В. Климентов

О РАЗРАСТАНИИ ТРОСТНИКА ПРИ ПОМОЩИ ПОЛЗУЧИХ ПОБЕГОВ

Способность тростника давать наземные, ползучие, укореняющиеся в узлах побеги (плети) уже отмечалась в ботанической литературе для некоторых мест Европы.

Ашерсон и Гребнер (Ascherson u. Graebner, 1898—1902 : 330) эти образования причисляли к особым формам тростника. Гребнер для Центральной Европы приводит две такие ползучие формы, способные укореняться в узлах: var. *stolonifera* Mey. и var. *subuniflora* DC., отмеченные и во втором томе «Флоры СССР» (1937).

И. К. Пачоский (1913 : 55) писал: «Кроме обычной формы камыша (так он называл тростник, — *Л. К.*) с прямостоячими стеблями, необходимо еще упомянуть об одной экологической его форме с лежачими и укореняющимися стеблями, которые лежат на сырой илистой или песчанистой почве в виде плетей в сажень и более длиною». По Пачоскому, эти плети возникают следующим образом: «В прирусловой части, где течение весной особенно сильное, единично стоящие молодые стебли камыша пригибаются к почве, выпускают из узлов (не из всех) корешки, укореняющиеся в почве и превращаются в длинные плети. . . Такая форма является лишь интересным примером приспособляемости соломины камыша к условиям, создавшимся для нее под значительною толщею быстро движущейся воды» (1927 : 24). Периодические покрытия тростника водой Пачоский считал одним из условий возникновения плетей.

Р. Ю. Рожевиц (1946 : 48) отмечает, что как подземные, так и надземные побеги тростника иногда «наплывают на поверхность водоема, способствуя его зарастанию, так как из узлов их вырастают новые вегетативные побеги и крупные пучки корней, которые при спаде вод укореняются в грунт, увеличивая тем самым размеры насаждения».

И. Д. Брудин (1948) обнаружил в пойме р. Молочной, вблизи г. Мелитополя (Запорожская обл.), плети тростника, и их образование объяснил влиянием засухи. Он писал: «Возрастающая летняя жара и отсутствие дождей заставили тростники применить своеобразные биологические приспособления. Так оказалось, отдельные стебли тростников начали стлаться по дну высохшего русла. . . в узлах ползучих стеблей тростников появились добавочные корни. Таким образом, растения воспринимали недостаток влаги» (стр. 62—63).

Однако с высказываниями Пачоского и Брудина не согласуются данные, полученные нами в результате разновременных наблюдений над тростником и его ползучими

побегами как в плавнях Украины (Климентов, 1954, 1960), так и на пересыпях Причерноморских лиманов.

Пересыпи Причерноморских лиманов представляют собой низменные, слабоволнистые, ракушечно-глинисто-песчаные полосы, отделяющие лиманы от прилежащих к ним частей Черного моря; у Одесских лиманов (Куяльницкого и Хаджибейского) они достигают 1—4.5 км ширины.

Наши исследования показывают, что плети тростника нужно рассматривать не как особую его экологическую форму, а как особый, местами наблюдаемый способ его разрастания.

В некоторых слегка пониженных местах на пересыпях Одесских лиманов, у берегов небольших мелких солоноватых водоемов, попадаются заросли (местами довольно значительные и густые) невысокого (1—1.7 м) и тонкого (3—6 мм) тростника *Phragmites communis* Trin. На частях пересыпей, прилегающих к окраинам таких понижений с водоемами, попадаются участки с низким (до 0.5 м высоты), редко растущим, обычно сильно объеденным скотом тростником.

Почва отмеченных участков пересыпей солончаковатая глинисто-песчаная с примесью целых и битых ракушек. Уровень грунтовой воды весной, а особенно во время дождей, здесь расположен обычно вблизи от поверхности почвы; так, например, в мае вода тут местами появлялась на глубине 10—25 см, т. е. там, где располагаются корневища тростника. Летом ее уровень значительно понижается и почва делается суше, особенно на поверхности.

Весной и летом на этих слегка волнистых участках пересыпей, не заливаемых водами лиманов и моря, можно ежегодно наблюдать массовое образование тростником наземных ползучих побегов. Плети его разрастаются на более или менее оголенных местах с пятнами и полосами обычно сильно потравленной скотом галофитной растительности; видовой состав ее, как и количественные соотношения между видами, могут меняться в зависимости от степени засоления и увлажнения почвы этих участков пересыпей. Здесь в общем преобладают: *Salicornia herbacea*, *Suaeda maritima* и *Spergularia marginata*; в качестве примеси — *Atropis distans*, *Atriplex verrucifera*, *A. pedunculata*, *Echinopsilon hirsutum*; встречаются: *Tripolium vulgare*, *Limonium caspium*, *L. gmelinii*, *Frankenia pulverulenta*, *F. hirsuta*, *Salsola soda*, *Mulgedium tataricum*, *Triglochin maritima*, *Plantago salsa*, *Artemisia* (*salina* и *incana*) и др.

В конце мая длина некоторых плетей доходила здесь до 1.5 м, а осенью отмечались плети длиной до 6 м и более, при толщине в 4—5 мм. Многие плети, однако, здесь раздавливаются пасущимся скотом и преждевременно, полностью или частично, засыхают.

Согласно нашим наблюдениям, наземные ползучие побеги тростника на этих участках пересыпей возникают и развиваются следующим образом. У самого основания стеблей, на ответвлениях корневищ, образовавших эти стебли, возникает подземный, молочного цвета побег. Этот побег с корешками в узлах, развиваясь на незначительной (8—12 см) глубине, приближается к поверхности земли и выходит наружу в виде плотного, тонко заостренного серовато-зеленого конуса. При выходе побега под очень острым углом к поверхности наземное его продолжение, удлиняясь, непосредственно превращается в плеть, резко отличающуюся от породившей ее подземной части: толщина плети раза в полтора меньше, цвет ее из молочно-белого переходит в буро-зеленый, она становится тверже и плотнее; пленчатые продолговатые, полустеблеобъемлющие придатки узлов подземной части побега с выходом его на поверхность почвы постепенно превращаются в сизо-зеленые влагалища, вначале с зачаточными, а затем и с более развитыми листовыми пластинками. При выходе подземного побега на поверхность земли под более тупым углом к ней он сначала продолжает развиваться в прежнем направлении, а затем, постепенно удлиняясь и тяжелея, пригибается к поверхности почвы и превращается здесь, как и в первом случае, в ползучую плеть, заканчивающуюся 2—3 полусвернутыми листочками. Встречались нам и надземные побеги с дугообразно изогнувшейся (главным образом в узлах), не касающейся земли частью; эта часть начиналась у самого пучка или в пучке стеблей тростника, образовавшего данную плеть.

На поверхности почвы, долго остающейся влажной, во всех (реже только в некоторых) узлах плети могут образоваться проникающие в почву корешки, а также укороченные олиственные стебли — от одного до нескольких в узле. На сухой почве корешки в узлах не образуются, и плеть лежит на земле свободно. В некоторых узлах плетей могут возникать боковые с сильно укороченными междоузлиями и пленчатыми придатками ответвления, иногда по два в узле. У осмотренных нами экземпляров они достигали 25—45 см длины, часть ответвлений заканчивалась развившимися и укоренившимися в сырых местах пучками молодых побегов.

На участках с сырой или мокрой в течение длительного времени почвой, в узлах, особенно же на частях плетей более или менее долго покрытых влажной землей, могут также возникать белые, углубляющиеся в почву заостренные ответвления; они превращаются в молочно-белые, более толстые, чем плеть, подземные побеги, которые заканчиваются новыми пучками стеблей. В июне мы закопали, а частью надолго засыпали мокрой землей части плетей. При раскопках их в конце октября того же года было обнаружено, что от некоторых узлов, помимо многочисленных довольно толстых и длинных корней, а местами и крепких олиственных стеблей, пробившихся через слой насыпанной на плети земли, возникли также длинные молочно-белые подземные побеги. Они были

раза в полтора толще образовавшего их наземного побега и внешне вполне походили на подземные побеги, образовавшие данную плеть. Эти побеги, залегающие на глубине 10—12 см на расстоянии 40—50 см от места их отхождения от узла плети, круто поворачивали вверх и здесь заканчивались вновь образовавшимися пучками молодых стеблей. У места изгиба этих побегов в свою очередь ответвлялись белые подземные побеги второго порядка, также изгибавшиеся кверху и заканчивавшиеся новыми пучками стеблей. При сгнивании междоузлий плетей возникшие в их узлах корневища, а также пучки молодых стеблей и корней продолжали развиваться, но уже совершенно самостоятельно.

В условиях обычно сухой поверхности на большей части площади указанных выше участков пересыпей лишь небольшое количество ползучих побегов укореняется и дает новые группы особей, тем самым способствуя разрастанию тростника. На заливаемых же во время разливов сырых частях пойм, где плети часто надолго заносятся мокрым илом, описанные выше явления нами наблюдались часто (Климентов, 1954, 1960).

Ползучие олиственные стебли можно было наблюдать также и у тростника, встречавшегося кое-где у подножья крутых глинистых участков морского берега вблизи Одессы и занесенного сюда течениями со стороны Днепра. Этого тростника морская вода достигала лишь изредка, во время особенно сильных прибоев.

Искусственное длительное прижимание к земле пучков стеблей разного возраста (образовывавших до этого плети) не вызывало превращения этих стеблей в ползучие побеги.

Приведенные здесь наблюдения показывают, что образование ползучих побегов тростника является своеобразным, потенциально присущим ему способом разрастания. Внешние влияния могут стимулировать возникновение плетей и их дальнейшее развитие.

Литература

Брудин И. Д. (1948). К биологии тростника в засушливых условиях. Природа, 9. — Климентов Л. В. (1954). Плавы низовьев Днестра и Днепра, их генезис и некоторые свойства. Изв. Всес. геогр. общ., 86, 1. — Кліментов Л. В. (1958). До біології очерету (*Phragmites communis* Trin.) та зв"язку його з деякими особливостями плавнів. (Анотація доповіді). Щорічник укр. бот. товариства, 2. — Климентов Л. В. (1960). К биологии тростника (*Phragmites communis* Trin.) и связи его с некоторыми особенностями плавней. Научн. докл. высш. школы, сер. биолог. науки, 1. — Пачоский И. К. (1913). Дикорастущие злаки Херсонской губернии (Распространение, экология, таблицы для определения). — Пачоский И. К. (1914). Херсонская флора, I. Высшие тайнобрачные, голосемянные, однодольные. — Пачоский И. К. (1927). Описание растительности Херсонской губернии. Матер. по исслед. почв и грунтов Херсонск. губ., III. — Рожевиц Р. Ю. (1946). Главнейшие дикорастущие злаки Ленинградской области, имеющие хозяйственное значение. В сб. научн. работ, выполн. в Ленинграде за три года Велик. Отеч. войны (1941—1943).— Флора СССР. (1937). II. — Ascherson P. u. P. Graebner. (1898—1902). Sinopsis der Mitteleuropäischen Flora, II. 1 Abt.

г. Одесса.

(Получено 5 II 1962).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

В. А. Новиков. Физиология растений. Сельхозиздат. М.—Л., 1961 : 1—415.

Всякий учебник должен содержать научный материал, отвечающий современному состоянию соответствующей дисциплины, изложенный в максимально доходчивой форме, в объеме учебного плана того вуза, для которого он предназначается. Материал, излагаемый в учебнике, раскрывая теоретические основы данного предмета, должен в то же время указывать учащимся пути применения сообщаемых сведений в производственной деятельности человека. Само собой понятно, что любой учебник для советских студентов должен быть построен на правильной методологической основе, т. е. базироваться на философии диалектического материализма.

Говоря конкретно, учебник по физиологии растений для агрономических вузов должен содержать основные сведения о жизни растения, необходимые будущему агроному для сознательного использования уже существующих способов возделывания культурных растений, а также для творческих поисков новых путей повышения урожая и улучшения его качества; иначе говоря, выражаясь словами К. А. Тимирязева, учебник должен давать студентам теоретические основы рационального земледелия. Вместе с тем он должен помогать выработке у будущих агрономов — строителей коммунизма — материалистического миропонимания, что возможно лишь в том случае, если излагаемые в учебнике факты будут освещаться с позиций творческого советского дарвинизма, одной из основных черт которого является признание единства жизненных процессов и взаимодействия между организмом и средой. Этим основным требованиям рассматриваемый учебник В. А. Новикова «Физиология растений» в целом удовлетворяет.

В учебнике Новикова, известного фитофизиолога и преподавателя вуза с большим стажем, даются (в доходчивой форме и на современном теоретическом уровне) основные сведения о жизни растений (главным образом на примере сельскохозяйственных культур). Содержание учебника отвечает требованиям программы, утвержденной Министерством сельского хозяйства РСФСР для растениеводческих факультетов сельскохозяйственных вузов. Общий объем учебника нельзя признать слишком большим; в нем содержится 99 рисунков (фотографии, графики) и 30 цифровых таблиц. Написан он хорошим языком, без злоупотребления сугубо научными выражениями и поэтому читается легко. Весьма положительной стороной его является ясно выраженная тенденция автора — даже при изложении, казалось бы, чисто теоретических вопросов искать выход в практику, что делает его особенно ценным для формирования ученых агрономов — инженеров полей. В конце книги имеется подробный предметный указатель, облегчающий учащимся ориентировку в довольно большом и разнообразном фактическом материале и в научной терминологии.

Есть в учебнике Новикова и теневые стороны, которые отмечаются ниже и заключаются главным образом в многочисленных опечатках и описках; рецензентом их замечено несколько десятков, в то время как в списке опечаток значится только 9. Есть и недочеты более существенные, касающиеся толкования некоторых явлений и фактов.

Приведем некоторые из замеченных нами погрешностей. На стр. 7 (15-я строка снизу) употреблено слово «методологический» вместо «методический». На стр. 9 (5—6-я строки снизу) напечатано: «Протоплазма или протопласт»; автору учебника, конечно, хорошо известно, что протоплазма и протопласт разные понятия. На стр. 21 (9-я строка сверху) искажены инициалы проф. Залесского: напечатано К. В., а надо В. К. На стр. 47 (4-я строка сверху) напечатано: «Лишь низшие растения, вроде мхов . . .», тогда как мхи, как известно, к низшим растениям не относятся. На стр. 48 (19-я строка сверху) вместо термина «гидратирование» употреблен термин «гидрирование», вместо термина «моль» написано «моля». На стр. 54 (14—15-я строки снизу) автор некритически повторяет тезис, высказываемый в некоторых других учебниках, будто «легче всего корни всасывают воду, заполняющую крупные полости между частичками почвы, называемую гравитационной». Как известно, гравитационная вода, вытесняя из почвы воздух, делает субстрат физиологически сухим; поэтому гравитационную форму воды в почве следует считать физиологически малодоступной для растений. На стр. 55 (2-я строка сверху) осталась неисправленной грубая опечатка: напечатано «Внутренние силы . . .», а надо «Внутренние слои». На той же стр. 55 (16, 17 и 18-я строки сверху) напечатано: «Коэффициент завядания не зависит от экологического типа растений и их физиологических свойств, а определяется

свойствами почвы». Здесь автор повторяет ошибочную мысль некоторых почвоведов. В действительности коэффициент завядания в значительной мере зависит от свойств растения, а именно, от степени экстенсивности или интенсивности корневой системы, т. е. от ее поглощающей поверхности. На стр. 57 (2-я и 5-я строки снизу) сказано, что в процессе гуттации выделяется «вода» (а не пасока). На стр. 64 (13—14 строки) имеется странная фраза: «Количество энергии, затрачиваемой на фотосинтез, настолько незначительно, что им пренебрегают»(?). На стр. 65 (11—15-я строки) автор высказывает такой тезис: «Поступление минеральных веществ в корни не определяется транспирацией и происходит независимо от поглощения воды. Поэтому содержание золы у растений с различной транспирацией может быть почти одинаковым, а иногда даже больше (? *Ф. М.*) при меньшей транспирации». С этим тезисом никак нельзя согласиться. Известно, что поглощение минеральных веществ корнями действительно может происходить в отсутствии транспирации и даже при выделении воды корнями в субстрат, но из этого никак не следует, что транспирация не оказывает влияния на этот процесс: восходящий ток пасоки (ускоряемый транспирацией) обусловливает скорость десорбции ионов из живых клеток корня в пасоку, скрость их передвижения в надземные органы и накопление в них. Поэтому (что общеизвестно) в засушливые годы и в засушливых местообитаниях растения всегда накопляют золы значительно больше, чем в годы влажные и в районах достаточной водообеспеченности. На стр. 71 (последняя строка) и в подписи под рисунком 23 (стр. 72) напечатано «парометр» вместо «порометр». На стр. 93 (7-я строка снизу) напечатано «тетрапириллов» вместо «тетрапироллов». На стр. 97 (16-я строка сверху) напечатано «ионных кольцах», а надо «иононовых кольцах». На стр. 101 (2—3-я строки сверху) сказано: «Заболевание растений, вызванное недостатком железа, называется хлорозом». Это очень узкое определение хлороза. На стр. 123 (последняя строка) приведено несбалансированное уравнение: $S+2H_2+CO_2=H_2SO_4+(CH_2O)$. На стр. 124 (8-я строка снизу) вещество «В» названо лёгко окисляемым, тогда как оно является легко восстанавливаемым (т. е. акцептором водорода). На стр. 137 (6-я строка снизу) искажена фамилия немецкого ученого Польсторфа (напечатано «Польсдоф»). На стр. 142 (5 и 6-я строки) фитин именуется полным эфиром инозита и фосфорной кислоты, тогда как в действительности это кальций-магниевая соль инозитфосфорной кислоты. Следующий абзац также нуждается в исправлениях. На стр. 144 (последняя строка снизу) французский ботаник Гри (Gris) называется Грисом. На стр. 151 (6-я строка снизу) и в ряде других мест (стр. 154 и др.) напечатано «плазмолемма», а надо «плазмалемма». Стр. 153 (1, 2 и 3-й абзацы снизу) очень нечетко описывается взаимосвязь между поглощением ионов солей и воды корнями (см. замечание 11), а также слишком мало внимания уделяется корнерастворяющей способности растений (5 строчек!). На стр. 153 (последние три строки) и стр. 154 (первые 4 строки) неверно трактуется сущность физиологической кислотности солей: « . . . а анион Cl^- или SO_4^{--} остается в среде и подкисляет ее». На стр. 157 (первый абзац сверху) опыт Брэзэла приписывается Тимирязеву. На этой же 157 стр. (последние 4 строки) сказано, что гифы экзотрофной миксризы «внедряются в межклетники, достигая эндодермы, но не исключена возможность проникновения их и в клетки». Это неверно: в межклетники и в клетки корня внедряются гифы не экзотрофной, а эндотрофной и экзо-эндотрофной микоризы. На стр. 167 (13 и 14-я строки) напечатано: «дериват . . . пиродоксина — пиродоксилфосфат», а надо «дериват . . . пиридоксина — пиридоксилфосфат». На стр. 175 (22—23-я строки) сказано, что «разведенным в воде нитрагином смачивают разбухшие сéмена». Обычно нитрагином инокулируются сухие семена. На стр. 183 в разделе «Потребность растения в удобрениях» некритически развиваются неверные либиховские представления: «Если в почве нет какого-либо элемента, то как бы мы не увеличивали содержание других необходимых элементов, улучшения роста растений не произойдет» и т. д. «Закон минимума» Либиха имеет в себе рациональное зерно, но в прнципе (да и на практике) он ошибочен и его надо критиковать. На стр. 225 (14-я строка сверху) легумин назван «легумелином». На стр. 238 (18-я строка снизу) и на стр. 239 (17-я строка снизу) фолиевая кислота названа фолевой. На стр. 242 (21-я строка снизу) напечатано: «платодезмы», а надо «плазмодесмы». На стр. 251 (табл. 21) город Лубны отнесен к Харьковской обл., тогда как в действительности этот город Полтавской обл. На стр. 257 (8-я строка сверху) надо указать, что при анаэробном дыхании растений образуется этиловый спирт (а не вообще спирт). На этой же странице (последняя строка) напечатано: «Анастезирующее», а надо «анестезирующее». На стр. 287 (13-я строка снизу) сделана ссылка на рисунок 68, а надо сослаться на рисунок 67. На стр. 305 (последний абзац) не вполне правильно излагается вопрос о влиянии качества света на ростовые процессы. На стр. 311 (во втором абзаце сверху) сообщается хорошо проверенный факт: возможность нарушать покой свежеубранных клубней картофеля воздействием на них этиленхлоргидрином. Учитывая большую практическую важность этого приема (например, при летних посадках картофеля свежеубранными клубнями), следовало бы указать нормативы такого весьма эффективного агроприема. На этой же 311 стр. (11-я строка снизу) искажена фамилия Ф. Л. Щепотьева (напечатано «Щепетьев»). На стр. 336 (10-я строка снизу) растение живучка названо «живичкой». На стр. 351 (2-й абзац снизу) сказано: «Длительность дневного освещения необходима растениям только во время прохождения световой стадии и в дальнейшем не имеет значения для их развития». Почему

автор не указывает на то, что на 3-й и 4-й стадиях развития (им же открытых) растения также реагируют на длину дня и ночи? На стр. 359 (3—7-я строки) автор пишет: «Картофель, выращиваемый из семян, проходит последовательно все стадии развития. Световая стадия у картофеля проходит на коротком дне и после ее завершения начинается клубнеобразование». Как это высказывание автора согласовать с высказываниями по этому вопросу Т. Д. Лысенко? Последний, как известно, считает, что картофель — растение длинного дня; он скорее зацветет на длинном дне, после чего начинается клубнеобразование, которое уже лучше проходит на коротком дне. Именно на таких особенностях биологии растения картофеля Лысенко основывает свой метод «яровизации» его светом. Заканчивая перечень замечаний к разделам «Рост растений» (глава VII) и «Развитие растений» (глава VIII), необходимо отметить, что в учебнике Новикова совсем не рассматривается очень интересная «теория циклического старения и омоложения растений» Н. П. Кренке и недостаточно четко освещена гормональная теория развития М. Х. Чайлахяна, а также ничего не сказано о возможности (и даже необходимости) сочетания теории стадийного развития растений, разработанной Лысенко, и гормональной теории развития, развиваемой Чайлахяном. На стр. 367 в разделе «Морозоустойчивость и зимостойкость» автор пишет: «Причина повреждения растений морозом кроется, как показали классические исследования Н. А. Максимова, в обезвоживании клеток, вызванном образованием льда». Как известно, причин повреждения растений при замерзании много и среди них Максимов выдвигал на первое место не обезвоживание клеток, а механическое действие льда, образовавшегося в межклетниках. На стр. 371 (3-й абзац сверху) автор пишет: «У озимых стадия яровизации не заканчивается до наступления зимы, благодаря чему они и сохраняют высокую морозоустойчивость». Это утверждение неверно. На стр. 372 описывается явление холодоустойчивости растений. Это очень важное свойство растений и ему следовало бы уделить больше внимания, чем это сделал автор учебника. Кроме того, нельзя согласиться с утверждением, что действие низких положительных температур на теплолюбивые растения не приводит к повышению их холодоустойчивости. Как в таком случае объяснить, например, опыты Вороновой по предпосевной закалке семян и предпосадочной закалке рассады томатов, повышающей их холодостойкость? На стр. 373 (3—7-я строки) следовало бы указать, что, по данным Н. А. Максимова и И. И. Туманова, ледяная корка (лучше сказать — кора) действует особо губительно при ее охлаждении до температуры —10° и ниже. На этом ведь и основана рекомендация этих авторов «утеплять» ледяную кору путем снегозадержания, посыпания темноокрашенными веществами и т. д. На стр. 375, в разделе «Изменение биохимических и физиологических процессов при засухе», автор не отмечает, что усиление в обезвоженных растениях гидролитических процессов имеет и положительную сторону: повышается осмотическое давление клеточного сока, а значит и водоудерживающая способность клеток и тканей, что приводит к повышению засухоустойчивости растений. На стр. 378 (1-я строка сверху) напечатано: «невозвратимо коагулирует», а надо «необратимо коагулирует». На стр. 380 (3-й абзац сверху) утверждение, что засухоустойчивые растения анатомическим строением приспособлены не к снижению транспирации, а к повышению ее, оправдывается далеко не всегда и требует уточнения. На стр. 383—386 раздел «Физиологические основы орошения» изложен очень кратко. В частности, в нем ничего не сказано о преимуществах орошения по способу дождевания.

Несмотря на отмеченные неточности и недостатки, учебник Новикова в целом заслуживает положительной оценки. Имеющиеся в нем погрешности (главным образом опечатки и описки) могут и должны быть устранены при его последующих переизданиях.

Ф. Ф. Мацков.

Харьковский
сельскохозяйственный институт
им. В. В. Докучаева.

(Получено 8 X 1962).

S. Pascovski, V. Leandru. Tipuri de Padure din Republica Populara Romina. Bucuresti, 1958 : 447. (**С. Пашковский и В. Ляндру.** Типы лесов Румынии).

Рецензируемая книга состоит из трех частей. Она снабжена рисунками, графиками и типологическими схемами. В конце работы имеется резюме на русском языке.

Первая часть содержит типологию лесов Румынской Народной Республики. Начинается она с описания истории возникновения и развития лесной типологии в России и СССР, а также и Финляндии. Кратко излагаются принципы и методы фитоценологических и биогеоценологических исследований, принятых в СССР и некоторых других странах. Авторы считают, что фитосоциологическая классификация лесов не может заменить типологию, так как, исходя из других принципов, она не отражает наиболее существенных моментов, важных с лесоводственной точки зрения. При разработке типологии лесов Румынии в основу были положены методы и

принципы В. Н. Сукачева. Но она имеет и свои специфические черты, обусловленные местными условиями. С 1955 г. все типологические исследования Румынии подчинены утвержденным на специальном совещании правилам, согласно которым типы лесов устанавливаются: по составу пород, бонитету, форме деревьев, качеству древесины и ходу возобновления. Подлесок, травянистая растительность и почвенные условия также могут определять тип леса, но только в случаях резкого влияния их на важные особенности древостоя или на лесоводственные мероприятия, связанные с ними. В конце первой части авторы касаются вопроса о положении лесной типологии в некоторых странах.

Вторая часть работы посвящена описанию лесов Румынии по формациям (ельники, бучины, дубравы и смешанные леса). Дано 241 описание основных типов леса. Есть несколько описаний производных типов. Имеются данные о распространении и практическом значении разных типов леса республики. Поскольку в книге делается первая попытка классификации типов леса страны в целом, она, естественно, не охватывает всех вопросов и не характеризует все типы леса; но для первой работы в этом направлении авторы сделали достаточно много, дав стройное представление об основных типах лесов Румынии.

Третья часть работы посвящена обсуждению результатов изучения лесов и перспектив их исследования. Рассматриваются некоторые особенности типологии лесов Румынии, связанные с физико-географическими и флористическими особенностями республики. Далее подробно анализируется значение экологических условий произрастания лесных сообществ, еще недостаточно изученных, что затрудняет установление «серий» в духе принципов Сукачева.

Широко обсуждается в книге вопрос о графическом изображении распространения типов леса с помощью экологических схем, подчеркивающих ведущие факторы формирования и развития сообществ. Авторы пользуются схемами Сукачева. Ими уделяется внимание и перспективам разработки динамической типологии, т. е. изучению смен лесной растительности. Подчеркивается необходимость исследования стадий деградации, развития молодых насаждений и искусственных посадок, заселения вырубок и др. Обращается внимание на необходимость районирования страны с точки зрения лесной типологии.

Рецензируемая книга является несомненно большим вкладом в развитие лесной геоботаники в Румынской народно-демократической Республике и полезна для практического лесоводства.

А. А. Корчагин и *Е. П. Матвеева.*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 9 XI 1962).

Эрнст Клапп. Сенокосы и пастбища. Перевод с немецкого под редакцией и с предисловием Т. А. Работнова. Сельхозиздат, 1961, М.: 1—616. (**Ernst Klapp.** Wiesen und Weiden. 3 Aufl. Verlag für Landwirtschaft, Weterinarmedizin, Cartenbau und Forstwesen, 1956).

Автор рецензируемой книги проф. Эрнст Клапп, директор Института растениеводства Боннского университета, несомненно является самым авторитетным специалистом по луговодству в Европе.

Книга его посвящена вопросам использования и улучшения природных лугов — угодий, обеспеченных влагой с травостоем из мезофильных растений. В ней не затрагиваются вопросы использования и улучшения степных, пустынных и полупустынных кормовых угодий.

Весьма важной и исключительно ценной особеностью книги является то, что она насыщена большим фактическим материалом, представляющим результаты исследований, проведенных в Германии,[1] Швейцарии, Австрии, Голландии, Англии и других странах. Автор приводит соображения теоретического характера, подтверждаемые экспериментальными данными.

Для составления книги использованы 533 работы.

Книга содержит три больших главы: 1) положение, специфика и состояние лугов; 2) уход за лугами, их удобрение и улучшение; 3) использование сенокосов и пастбищ и заготовка кормов.

В предвоенной Германии природные сенокосы и пастбища (в преобладающей части улучшенные) составляли 29.8% от всех сельхозугодий. В ФРГ в среднем за 1949—1951 гг. находилось под пашнями 7 800 000 га, под постоянными сенокосами 3 658 000 га и под постоянными пастбищами 1 927 000 га. На одну условную голову крупного рогатого скота приходилось около 0.33 га сенокосов и 0.18 га пастбищ. Средняя продуктив-

[1] Здесь имеется в виду Германия в границах до последней мировой войны.

ность сенокосов и пастбищ в ФРГ составляла 2640—2970 кормовых единиц (около 350 кг переваримого белка), тогда как с 1 га зерновых, включая солому, собиралось 4125 кормовых единиц (около 250 кг переваримого белка). Клапп отмечает также, что в образцовых хозяйствах ФРГ продуктивность пастбищ превышает 8 тыс. кормовых единиц с 1 га. Такие пастбища по сбору кормовых единиц значительно превосходят участки с другими полевыми культурами, а по сбору протеина превосходят их в 2—3 раза. Относительная себестоимость питательных веществ: в США — пастбищный корм — 1, сено 1.9, силос 3.3, концентраты 6.7; в Англии соответственно — 1,1.9, 3.1; в Голландии — 1, 1.4, 1.9, 3.1.

Одной из основных причин относительно невысокого урожая сенокосов и пастбищ Клапп считает недостаточное внесение удобрений. В ФРГ пропашные культуры получают азота в 21 раз, а зерновые в 15 раз больше, чем сенокосы и пастбища.

Большое внимание он уделяет условиям, необходимым для получения высоких урожаев луговых травостоев. Максимальный урожай в опытах получается при летнем уровне залегания грунтовых вод в пределах от 60 до 110 см. На урожай кормовых угодий меньше влияет обеспеченность осадками и механический состав почвы; разница, обусловленная механическим составом, составляет всего 19%. Необеспеченность почвы фосфорной кислотой и калием в почве может понизить урожай в 2 раза. Наиболее высокие урожаи получаются при реакции почвы от слабокислой до нейтральной.

Исключительная роль в формировании видового состава травостоя и его урожая принадлежит рациональному пастбищному использованию и внесению удобрений. Клапп приводит следующий пример. В Шотландии после уничтожения леса в результате нерегулируемой пастьбы появляются вересково-кустарничковые пустоши с можжевельником. При скашивании и выжигании кустарничков и беспорядочной пастьбе овец возникают злаковые пустоши с большим количеством луговика извилистого и белоуса. При загонном выпасе крупного рогатого скота, удобрении и улучшенном уходе образуются пастбища с травостоем из полевицы и гребенника, а также и из райграса пастбищного, т. е. пастбища наивысшей ценности.

Большое значение в формировании комковатой структуры Клапп придает почвенным организмам, особенно земляным червям. Численность земляных червей в луговых почвах может доходить до 5—6 млн на 1 га при общем весе их в 20 ц/га; это много выше численности червей на пахотных почвах.

Луговые травостои оставляют в почве в среднем 60—80 (и до 400) ц/га корней. Из них разлагается только часть. В результате на постоянных пастбищах и сенокосах увеличивается содержание органического вещества. Клапп указывает, что Леманн в своих исследованиях в Западной Германии установил следующее содержание органического вещества в почвах: переменные пастбища 4—6%, недавно созданные постоянные пастбища 7.6%, старые постоянные пастбища 12.4%. В то же время Клапп отмечает, что накопленное кормовыми растениями органическое вещество почвы при выращивании полевых культур расходуется за немногие годы.

Автор подчеркивает, что луговые почвы по мере старения травостоя не утрачивают комковатую структуру почвы и свою ценность и поэтому не нуждаются в периодическом обновлении (распашке).

На сенокосах и пастбищах Федеративной Республики Германии (ФРГ) произрастает более 1000 видов растений. Все растения Клапп оценивает по 8-балльной системе. Оценка растений по этим баллам сходна с нашими оценками кормовых растений.

В СССР ботаники классифицируют растительность, исходя из преобладания в травостое того или иного растения, выделяя при этом формации и ассоциации. Клапп примыкает к господствующей в Западной Европе геоботанической школе Браун-Бланке. В соответствии с этим он считает, что при отнесении луга к тому или иному типу следует руководствоваться не преобладающими видами, а характерными видами, которые часто встречаются в небольших количествах.

Луга он делит на 2 большие группы: пустошные и культурные. В свою очередь пустошные кормовые угодья он делит на ряд групп и для них указывает характерные растения. Для суходольных овечьеовсяничных-прямокостровых лугов он выделяет 15 характерных видов: кровохлебка малая, язвенник обыкновенный, овсец луговой, коротконожка перистая, подорожник средний, люцерна серповидная, тимофеевка степная, шалфей луговой и др.

В группу культурных кормовых угодий он выделяет угодья, созданные из пустошных путем проведения мероприятий по улучшению и уходу за ними. Их он делит на несколько групп, исходя из особенностей увлажнения, богатства почвы и наличия характерных видов.

На основе урожайности и кормового достоинства видов в травостое, луга оцениваются в баллах. Наивысший балл получают пастбища с райграсом пастбищным (от 6.4 до 7.4 балла), а самую низкую оценку — болотные пустошные луга с застоем воды (1.2—1.6 балла).

Из мер по уходу за лугами и их улучшению Клапп большое внимание уделяет регулированию водного режима: осушению и орошению. Обзор многочисленных данных показывает, что средний урожай сена с орошаемых лугов составляет от 80 до 90 ц/га.

Клапп считает, что на каждые 10 ц сена необходимо вносить в почву в среднем 6—7 кг фосфорной кислоты. При начальном освоении природных лугов вносится 80—

100 кг/га, а затем ежегодно по 60—70 кг. Калий вносят из расчета 2 кг окиси на 1 ц сена. Рекомендуется весеннее или дробное внесение калия — весной и после первого укоса.

Внесение азота в обычных дозах при одновременном обильном калийно-фосфорном удобрении, по данным большого количества опытов, на сенокосах дает прибавки урожая сена порядка 10—20 ц/га, а на пастбищах — 1600—4000 кормовых единиц с 1 га. На основании обширного опытного материала установлено, что внесение 1 кг азота увеличивает урожай сена на 26 кг.

При систематическом внесении минерального азота на пастбища постепенно возрастает их продуктивность. Так, в одном из опытов пастбищная продуктивность в среднем составляла в течение первых 6 лет 5514 кормовых единиц, а в последующие 5 лет — в среднем 7253 кормовых единицы.

На сенокосах при двуукосном их использовании рекомендуется вносить азот весной и в начале лета, на пастбищах — в 3—4 приема.

Наибольший эффект оказывает внесение полных минеральных удобрений. В среднем, по сравнению с контролем, они повышают урожай на 33.9 ц/га. Продуктивность пастбищ при внесении около 90 кг азота, 70 кг P_2O_5 и 90 кг K_2O в среднем достигала 6500 кормовых единиц.

Внесение 1 ц навоза дает прибавку урожая сена в среднем на 8 кг. На следующий год после внесения навоза урожай снижается до 80%, а еще через год до 55%. Наилучшим сроком от первоначального внесения навоза является поздняя осень или ранняя весна, на пастбищах — поздняя осень.

Клапп считает, что по эффективности действия компост не достигает и половины эффективности навоза. Компосты из соломы в смеси с торфом верховых болот, обогащенные органическими удобрениями, для лугов имеют ограниченное значение. Покрытие дернины соломой, картофельной ботвой, поверхностное внесение торфяной земли дает относительно небольшое повышение урожая — 10—20%. При внесении навозной жижи прибавка достигает 27 ц/га. Последействие ее обеспечивает прибавки урожая сена в первый год на 37%, во второй на 3%.

Для получения удовлетворительных урожаев автор рекомендует вносить: на сенокосах азота от 20 до 60 кг, P_2O_5 от 40 до 80 кг, K_2O от 80 до 140 кг; на пастбищах азота от 40 до 100 кг, P_2O_5 от 40 до 60 кг и K_2O от 60 до 100 кг.

Опыты показали бесполезность разрыхления почвы перед внесением удобрений или после него. Не нужна также и заделка удобрений. Вычесывание мха не устраняет причин его появления. На богатых рыхлых, легко промерзающих минеральных почвах, по опытам Брюне, прикатывание давало положительный результат (увеличение урожая на 39—41%). Для подсева пригодны только быстро прорастающие и энергично растущие растения, в особенности клевер розовый и тимофеевка луговая. Для подсева достаточно от 1/3 до 2/3 посевной нормы.

Клапп считает ненужным и мероприятия по коренному улучшению лугов. По его мнению, распашка нарушает и подавляет жизнедеятельность почвенных организмов вследствие уничтожения содержащегося в почве органического вещества и изменения специфического почвенного микроклимата. Ухудшается структура почвы, уменьшается объем пор. Распашка приводит к уплотнению почвы при близком уровне грунтовых вод и сильному переувлажнению, на сухих почвах — к их иссушению. В доказательство этого он приводит ряд опытных данных.

В то же время может быть целесообразно коренное улучшение угодий, имеющих почвы с уплотненными горизонтами, тормозящими рост корней, а также угодий со слишком неровной поверхностью.

Вспаханную почву Клапп рекомендует слегка прикатать и снова пробороновить. Он высказывается против предварительного выращивания однолетних культур; по его мнению, они хищнически используют плодородие почвы, уплотняют ее, а на торфяных почвах часто и распыляют.

Для посева он рекомендует те же растения, которые используются в СССР. Целесообразность высева семян ароматичных видов разнотравья, по его мнению, сомнительна.

При выборе травосмеси решающую роль играют предполагаемое использование угодий, интенсивность ухода, удобрения, особенности местообитания.

Для практических целей предлагается упрощенное разделение растений по их конкурентной способности на три группы. В первую группу входят райграс многоукосный и пастбищный, клевер луговой, райграс высокий и ежа сборная, которые сильно вытесняют растения второй и третьей групп.

Растения второй группы — лисохвост луговой, трищетинник желтоватый, мятлик обыкновенный — вытесняют виды третьей группы, но вытесняются видами первой группы.

К третьей группе относятся: полевица белая, овсяница луговая, овсяница красная, канареечник тростниковый, тимофеевка луговая, мятлик луговой, лядвенец рогатый и болотный, клевер розовый и белый — они вытесняются растениями первой и второй группы.

Чем разнообразней видовой состав травосмесей, тем больше увеличивается абсолютное количество семян и доля видов, которые могут вытесняться из травостоя.

Приводятся Клаппом и несколько примерных травостоев для различных местообитаний. Для создания сенокосов рекомендуется высевать от 32 до 38 кг/га, на пастбищах меньше — от 25 до 33 кг. Наилучший срок посева — летний.

Имеется больше доводов против посева под покров, чем в пользу его.

Большое внимание Клапп уделяет сорным растениям. Подробно останавливается на условиях, способствующих появлению и разрастанию сорных растений. В частности, он указывает, что пастьба на сенокосах ранней весной и после снятия последнего укоса осенью увеличивает засоренность. Из мер борьбы он останавливается на химических средствах. Подчеркивая избирательную способность растений, он говорит о необходимости точно учитывать ботанический состав травостоя. Останавливается на приемах борьбы с отдельными видами растений. Бороться с мхами проще всего путем устранения причин их появления: осушиванием, известкованием, внесением полного удобрения. Вычесывание мха боронами лишь временно улучшает луга. Для борьбы со щучкой рекомендуется низкое и многократное скашивание, прикатывание и обильное полное удобрение.

Весьма большое внимание Клапп уделяет условиям, при которых изменяется урожай и ботанический состав. Он отмечает, при каких условиях идет усиленное накопление запасных питательных веществ и наблюдается подавление тех или иных растений. Для ряда растений он точно отмечает, при каких условиях они исчезают из травостоя.

Клапп считает, что правильная смена сенокошения и пастьбы является лучшим способом использования угодий. При многократном скашивании резко уменьшается урожай. В результате четырехлетних опытов в Бонне при использовании травостоя через каждые 9—10 дней получено всего 3.8 ц сухого вещества, а при использовании через 60—61 день — 42.7 ц/га. Молодой луг более резко уменьшает урожай при многократном стравливании, чем старый луг.

Клапп в Поппельсдорфе в период с 1939 по 1942 г. провел исключительно ценный опыт по изучению влияния способов использования угодий на урожай, ботанический и химический состав травостоя и выход с гектара питательных веществ.

При сенокосном использовании 19 укосов дали только 50% урожая по сравнению с 3 укосами. При 8 стравливаниях урожай составил 97%, а при 19 стравливаниях 83% по сравнению с сенокосно-пастбищным использованием. Наибольшее количество протеина получено при средних количествах укосов и стравливаний.

При многократных скашиваниях на следующий год получаются меньшие урожаи. Так, при 8—10 укосах на следующий год урожай составляет около 80%. При внесении удобрений неблагоприятные последствия многократных скашиваний не устраняются, а только смягчаются. По степени выносливости к частым отчуждениям растительной массы Клапп распределяет растения в такой последовательности: клевер белый, мятлик луговой, овсяница красная, райграс пастбищный, ежа сборная, овсяница луговая, мятлик болотный, райграс высокий, лядвенец рогатый. Автор считает нежелательным переход на сенокосах от двукратного на трехкратное скашивание травостоя.

При пастбищном использовании месячный прирост кормовой массы уменьшается с весны до осени, максимум достигается в мае, реже в апреле и в июне. В июле и августе прирост колеблется около 50%, в сентябре от 27 до 48%, в октябре его может и не быть.

Клапп рекомендует начинать пастьбу при высоте травостоя 12—20 см с интервалами примерно в 4 недели после каждого стравливания (в период наиболее быстрого роста трав интервалы сокращаются до 2 недель, в начале осени увеличиваются до 5—7 недель).

По немецким данным, корова весом 550 кг, дающая молоко жирностью 3.5%, в среднем потребляет в поддерживающем корме 9.5 кг сухого вещества, 0.3 кг переваримого белка и 4.8 кормовых единиц. Для получения 10 кг молока в сутки нужно 13.5 кг сухого вещества, 0.85 кг переваримого белка и 9.1 кормовых единиц. По наблюдениям в ФРГ, на пастьбу, включая переходы, затрачивается коровой 7 часов, остальная часть суток уходит на пережевывание и отдых.

В молодой траве содержится избыток протеина, поэтому необходимо: дополнительно скармливать богатые углеводом и клетчаткой сено и траву (скошенную в старом состоянии), производить подкормки сухим жомом сахарной свеклы, кукурузным силосом, кукурузой на зеленый корм, мякиной, обогащенной патокой.

Клапп описывает характер использования трав различными видами животных. Крупный рогатый скот захватывает зеленый корм языком и отщипывает его, причем не ниже чем на высоте 1.5—2 см (примерно) над поверхностью почвы. Лошади захватывают растения губами и скусывают их лучше и значительно ниже, чем рогатый скот. Овца скусывает растения очень низко, захватывает зону кущения и прилегающие к почве ползучие побеги и охотно вырывает часть растений. Поэтому перегрузка пастбищ овцами вместо умеренной нагрузки крупным рогатым скотом является главной причиной возникновения пастбищ, поросших вереском, белоусом и орляком обыкновенным. Выпас свиней при регулируемой пастьбе (если животные удаляются с пастбища до того, как они полностью насытятся) или, если они не могут раскапывать дернину из-за наличия на морде колец, может способствовать развитию превосходных пастбищ. Гуси не только общипывают листья, но извлекают из почвы узлы кущения

и ползучие побеги. В конце концов остаются на пастбище только непоедаемые растения. При выпасе кур может образоваться хороший травостой из низовых трав.

Загонная пастьба была рекомендована Маршаллом в 1788 г. К 1850 г. во Франции уже была известна загонная система пастьбы со всеми ее приемами, но применялась она только крупными землевладельцами.

Продолжительность периода стравливания отдельных загонов не должна превышать 4 дней. При использовании одного и того же загона различными стадами продолжительность пастьбы каждого стада должна быть 1—2 дня. Рекомендуется иметь 13—15 загонов. Начиная с конца июля, нужно изыскивать дополнительные источники корма, используя резервные скашиваемые загоны, пригодные для выпаса, сенокосы, кормовые культуры в севооборотах, перевод скота на стойловое содержание. Устранить снижение суточного прироста можно частично путем дробного внесения азотных удобрений и орошения.

Многое говорит в пользу круглосуточной пастьбы. Порционная пастьба Клаппом называется рационной. Наиболее целесообразным считается рационное пастбище с электроизгородью со сменой его через каждые 1—2 дня.

В качестве основной единицы при оценке сенокосов и пастбищ в ФРГ принята единица сенокосно-пастбищной продукции, равная примерно 4.5 кормовых единиц, фактическая же пастбищная продуктивность (в округленных цифрах) в кормовых единицах с 1 га составляет: скудные пастбища склонов — 990, средние пастбища при бессистемной пастьбе — 1980, среднее загонное пастбище — 3300, хорошее загонное—4950, лучшее загонное — 6600. Отдельные хозяйства получают с пастбищ более 13 200 кормовых единиц.

Большинство исследований, о которых говорит в своей работе Клапп, показывает, что при скашивании трав можно прокормить скота примерно на 20—30% больше. Вопрос об экономической целесообразности скашивания и стравливания им не рассматривается.

Небольшой раздел в книге посвящен сеноуборке. О механизации ее почти ничего не говорится.

Клапп считает, что оценка по внешнему виду сена более точно отражает фактическую ценность его сортов, чем данные химического анализа. Он приводит шкалу для оценки сена. С ее помощью суммируют баллы, характеризующие внешний вид, запах, свойства сена на ощупь, его загрязнение, ботанический и химический составы. Эта бонитировочная шкала не лучше наших. Сено отличного качества имеет от 81 до 100 баллов, хорошее — от 40 до 60 баллов.

Самый обычный способ приготовления сена в ФРГ в сухую погоду: первый день — скашивание, затем ворошение, сгребание в валки или укладка в копны; второй день — разбрасывание, ворошение, сгребание в валки или укладка в копны; третий день — сгребание, копнение, погрузка, сгребание остатков граблями, транспортировка. Наиболее целесообразной считается сушка на проволочных вешалах. Рекомендуется также сушка травы путем принудительной вентиляции. Указывается на желательность искусственной сушки трав, но ей отводится небольшое место. В разделе по сеноуборке содержится мало новых для нас данных.

Так как в весенний период часто получается избыток корма, Клапп останавливается и на силосовании травы.

Кратко изложенные выше сведения из книги не исчерпывают всего ее содержания. В этой книге найдут для себя много ценного, пригодного для применения в СССР, не только луговоды, но агрономы, зоотехники, ботаники, мелиораторы. Для них книга Клаппа может стать необходимым пособием в повседневной работе. Крайне ценно в этом труде то, что большинство опытных данных привязано к определенным местообитаниям. Весьма важно также, что книга снабжена предисловием и примечаниями Т. А. Работнова — известного луговеда и луговода.

Недостаток книги — не всегда Клапп дает определенные выводы из обсуждаемых опытных материалов. Но это, может быть, и не плохо — специалисты обязаны сами делать выводы применительно к местным условиям.

И. В. Ларин.

Ленинградский сельскохозяйственный институт, г. Пушкин.

(Получено 21 II 1962).

В. В. Тарчевский, С. Я. Беспрозвана, Г. М. Власова, М. В. Хамидулина и Ф. М. Шубин. Опыт закрытия растительностью шлаконаливных полей (золоотвалов) тепловых электростанций Урала. Выставка достиж. нар. хоз., павильон «Цветоводство и озеленение». Уральск. гос. унив., каф. бот., Свердловэнерго, Свердловск. книжн. изд., 1962 : 1—16.

Брошюра посвящена важному малоизученному вопросу зарастания растениями площадей золоотвалов мощностью до 20 м, занимающих десятки и сотни гектаров вблизи тепловых электростанций в городах, селах и других населенных пунктах Урала.

Коллектив авторов Уральского университета в Свердловске, возглавляемый В. В. Тарчевским, проводил в течение 3 лет опытные работы, а также предварительное изучение природных процессов самозарастания отвалов, протекающих очень медленно. Растительность на отвалах появляется только после 5—10 лет их накопления. До этого эти площади остаются голыми.

В сухие годы ветры, разнося золу отвалов, превращаются в пылевые бури, приносящие непосредственный вред не только человеку, но и почвенно-растительному покрову.

Вредное воздействие золы, очень бедной питательными веществами, препятствует заселению растениями этих площадей. Естественно, что зола каменного угля непригодна для удобрений, промышленное же ее использование в настоящее время также очень невелико.

Авторами показан ряд растений, осваивающих в природных условиях золоотвалы: многолетники — бескильницы *Atropis hauptiana* (Trin.) V. Krecz. и *A. distans* (L.) Griseb., мать и мачеха — *Tussilago farfara* L., пырей *Agropyron repens* (L.) P. B., однолетние сорняки *Polygonum aviculare* L., *Chenopodium album* L. и *Artemisia sieversiana* Willd.

Трехлетними опытами доказана перспектива нанесения слоя почвы (2 см) из пахотного горизонта либо низинного торфа (3—4 см) на поверхность отвалов. В этих условиях при применении ряда разработанных коллективом авторов агромероприятий был подобран (из числа 200 испытывавшихся растений, включая кустарниковые и древесные формы) набор перспективных растений для посева.

Наиболее эффективными оказались многолетники: бобовые и злаки, проходящие циклы своего развития в течение 2 лет. Целесообразной явилась предварительная обработка семян бобовых нитрагином, способствующим развитию на корнях клубеньков. В травосмесях из злаков и бобовых последние, накапливая азот, благоприятствуют произрастанию злаков.

Перед посевом на поверхность золоотвала следует внести полное минеральное удобрение из расчета 70—90 кг на 1 га, либо применять компосты, перегной и т. д.; глубина заделки семян должна быть 2—4 см; после посева следует проводить прикатывание гладким катком и осуществлять другие агротехнические мероприятия.

Трудоемкие работы (в 6 вариантах) проводились не только на золоотвалах (на площади 18.7 га), но и одновременно в вегетационных сосудах в Ботаническом саду университета. Показана необходимость высева двойной нормы семян вместо обычной полевой.

Лучшие результаты получены на травосмесях из костра безостого с люцерной синегибридной, из клевера красного с тимофеевкой луговой, а также из овсяницы луговой с этим же клевером.

На третий год довольно высокой явилась урожайность таких трав, как тимофеевка луговая, давшая 26 ц/га, костер безостый — 17.5 ц/га, люцерна — 45.5 ц/га и клевер красный — 33.5 ц/га.

В итоге наиболее перспективными для высева на золоотвалах признаны люцерна синегибридная, донники белый и желтый, люпин многолетний, клевера белый и красный, из злаков — ежа сборная, пырей ползучий и др.

Учитывая все увеличивающееся количество и мощность электростанций в нашей стране, а следовательно, увеличение площадей золоотвалов, следует признать большое положительное значение этих работ, а тем самым и важность данной брошюры.

Показанные авторами результаты подчеркивают практические возможности освоения этих по существу вредоносных бросовых земель.

Интересными являются и чисто биологические материалы. Они умножают сведения по ряду ценных кормовых растений в условиях их произрастания на новых весьма обедненных местообитаниях золоотвалов.

Ф. Я. Левина.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 20 XI 1962).

О. М. Кожова. Систематический список планктонных водорослей озера Байкал и некоторые данные по биологии их массовых форм. Изв. Сибирск. отд. АН СССР, сер. биолог., 1959, 10 : 112—124.

В последние годы ведется интенсивное изучение планктона Байкала как Институтом лимнологии Сибирского отделения Академии наук СССР, так и Иркутским университетом. Получены новые данные о жизни и составе фитопланктона этого интереснейшего водоема. Поэтому вполне естественной надо признать попытку уточнить список водорослей планктона Байкала, предпринятую автором рассматриваемой статьи. К сожалению, попытку эту нельзя считать удачной, так как статья содержит

много неточностей и даже просто ошибок. Они имеются уже в первой фразе, в которой автор сообщает, что «первые сведения о водорослях Байкала относятся к 1890 г. и связаны с именем Б. Дыбовского». Зоолог Дыбовский, так много сделавший для изучения фауны Байкала, водорослями никогда не занимался и никаких «сведений» о них не сообщал. Первая работа о водорослях Байкала принадлежит Р. Гутвинскому, который обработал сборы Дыбовского.

Далее, говоря о лицах, с именами которых связано установление основного состава видов фитопланктона Байкала, автор почему-то не упоминает таких ученых, как С. М. Вислоух, Б. В. Скворцов, И. А. Киселев и Н. В. Цветков, Н. Л. Антипова, которыми описаны очень важные компоненты фитопланктона Байкала. Не упомянул автор и о выдающемся событии в исследовании фитопланктона Байкала в последние годы — об открытии Н. Л. Антиповой массового подледного развития нескольких форм беспанцирных перидиней, оказавшихся новыми видами и, по-видимому, эндемичными для Байкала.

Характеризуя значение работ К. И. Мейера, В. Н. Яснитского, А. П. Скабичевского, автор утверждает, что «существенным пробелом этих работ было отсутствие количественных данных. Использовался лишь сетяной материал, а степень развития водорослей определялась, как правило, визуально» (стр. 112). Далее он указывает, что в последние годы круглогодичные периодические наблюдения с применением счетного (осадочного) метода были организованы М. М. Кожовым. Все эти утверждения не соответствуют действительности. Счетный метод в исследовании фитопланктона Байкала ввел В. Н. Яснитский и пользовался им во всех своих работах (1923, 1924, 1930, 1934, 1956). Он же впервые на Байкале в 1928 г. применил и отстойный метод (1930) и дал ему высокую оценку, указав на его преимущества перед сетяным (стр. 192—193). Яснитский (1930) первый организовал круглогодичные наблюдения над фитопланктоном Байкала и установил его изменения в различные сезоны года на протяжении 1926, 1927 и 1928 гг. М. М. Кожов лишь продолжил работу Яснитского после его кончины. Счетным методом пользовался в своих работах по планктону Байкала и автор данной статьи (Скабичевский, 1935, 1954).

Переходя к характеристике состава водорослей планктона Байкала, Кожова указывает, что всего в нем в настоящее время насчитывается 99 видов. Такое сравнительно большое число объясняется тем, что в противоположность другим авторам (Мейер, 1930; Яснитский, 1930; Яснитский и Скабичевский, 1957), стремившимся в своих списках фитопланктона показать виды, действительно живущие в планктоне Байкала (в отличие от видов, попавших туда случайно), Кожова поместила в свой список все виды, обнаруженные разными авторами, в том числе и в участках Байкала, отличающихся своеобразными условиями, — в заливах, бухтах, приустьевых пространствах и т. п. В этих участках, где господствуют совершенно особые, в сущности не «байкальские» условия, встречается много видов, чуждых открытому коренному Байкалу. Кожова не пытается разобраться, какие конкретно виды встречаются в Байкале и какие в измененных его участках, что вряд ли можно считать правильным. Правда, в конце списков видов отдельных групп водорослей дается характеристика распространения и роли этой группы в планктоне, но характеристика эта является суммарной, значение отдельных видов остается неясным, и никакого итога о количестве видов, обитающих в самом (открытом) Байкале, подвести нельзя.

Но если даже принять точку зрения автора и иметь в виду общий состав всех зарегистрированных в Байкале и в его своеобразных участках видов, то и в этом случае список, представленный Кожовой, вызывает недоумение.

Во-первых, принципиальная позиция автора в отношении видов, встречающихся в байкальских сорах, чрезвычайно запутанная. Так, на стр. 112 говорится, что планктон соров изучен еще плохо и что учет видов последних позволит еще больше расширить список водорослей планктона Байкала. Некоторые виды, встречающиеся только в сорах, например три вида из эвгленовых (стр. 115), включены в список и вошли в число 99 видов фитопланктона Байкала. Но в большинстве других совершенно аналогичных случаев Кожова поступает наоборот, т. е. не включает соровые виды в свой список. Относительно видов *Anabaena* она даже специально оговаривает в примечании, что виды этого рода, на которые указывает К. И. Мейер (а таких видов четыре: *Anabaena affinis* Lemm., *A. cylindrica* Lemm., *A. macrospora* Kl., *A. oscillatorioides* Bory), не помещены в список потому, что они «встречаются обычно в сорах и для открытого Байкала не характерны» (стр. 113).

Далее, произвольное отношение автора проявляется и к видам, найденным в самом Байкале. Кожова, например, не включает в список несколько видов *Cyclotella*, указывая, что «другие виды *Cyclotella*, зарегистрированные для открытого Байкала (1),[1] нам не встречались». Как же это понять? Ведь автор на стр. 113 обещал представить список, составленный не только на основании своих наблюдений, но и данных других авторов.

В списке Кожовой почему-то отсутствуют и некоторые другие виды, обнаруженные в Байкале и вошедшие в сводную работу Мейера (1930). Это, например, *Microcys-*

[1] Цифра в скобках означает ссылку в статье О. М. Кожовой на работу К. И. Мейера (1930).

tis aeruginosa f. *flos-aquae* (Wittr.) Elenk., *Merismopedia glauca* Naeg., *M. elegans* A. Br., *Oscillatoria lacustris* (Kleb.) Geitl., *Scenedesmus armatus* Lemm., *S. brasiliense* Bohl., *Dinobryon sertularia* Ehr., которые указываются для отдельных пунктов Байкала (Богучанская губа, Ольхонские ворота и др.). Другие же, как например *Fragilaria capucina* Desm. v. *lanceolata* Grun., имеют, по Мейеру, широкое распространение.

Каким-то образом в список попал *Sphaeronostoc pruniforme* (Ag.) Elenk., который никакого отношения к планктону Байкала и вообще к планктонным организмам не имеет, а обитает на дне, и в некоторых нетипичных для открытого Байкала местах образует целые подводные поля.

Одной из задач составления общего списка Кожова считает уточнение номенклатуры и сведение в синонимику некоторых устаревших названий. Задача автора облегчалась тем, что в последнее время благодаря совместным усилиям наших видных специалистов появился ряд прекрасных руководств по пресноводным водорослям. Но и здесь допущены некоторые неточности и ошибки. Автор оговаривается, что в списке указаны лишь синонимы, под которыми виды встречаются в литературе о Байкале. На самом же деле многие синонимы, фигурирующие в литературе по Байкалу, автор не привел, например: *Melosira islandica* O. Müll. v. *baicalensis* K. Meyer, *Cyclotella striata* (Kütz.) Grun. v. *magna* K. Meyer, *Melosira binderana* Kütz. v. *limnetica* Boloch., *Synedra radians* Kütz., *S. acus* Kütz. v. *delicatissima* Grun., *S. ulna* (Nitzsch.) Ehr. v. *acicularis* Meist.

По недоразумению автор поместил *Pediastrum biradiatum* Ralfs в синоним *P. tetras* (Ehr.) Ralfs. Получилось это потому, что Кожова не обратила внимание на автора первого вида. Мейер (1930 : 258) указывает для некоторых пунктов Байкала вовсе не *P. biradiatum* Ralfs, который действительно является синонимом *P. tetras* (Ehr.) Ralfs, а *P. biradiatum* Meyen, представляющий собою самостоятельный, хорошо различимый и не вызывающий ни у кого сомнений вид.

Автор принимает точку зрения Кольбе (Kolbe, 1948) о том, что *Melosira binderana* Kütz. должна быть отнесена к роду *Stephanodiscus* Ehr. Но это не дает основания после видового названия ставить имя Кольбе, как делает Кожова. Дело в том, что Кригер (Krieger, 1927) задолго до Кольбе, еще в 1927 г., отнес этот вид к *Stephanodiscus*. Таким образом, если придерживаться вышеуказанной точки зрения, название этого вида следует изображать не так, как пишет Кожова, а писать *S. binderanus* (Kütz.) Krieger, что делает и сам Кольбе.

Замечания автора по биологии массовых форм мало оригинальны и в большинстве своем содержат общеизвестные факты. Но и здесь имеются существенные недостатки. Так, в замечании о распространении *Binuclearia tatrana* Wittr. Кожова извращает взгляды Мейера и мои. Она пишет: «Эта водоросль характерна не только для Малого Моря, как считал К. И. Мейер», и далее: «Максимум развития приходится на летний период, а не на весну, как считал А. П. Скабичевский» (стр. 116). Однако именно Мейер в своих капитальных исследованиях всего Байкала обнаружил эту водоросль в ряде пунктов, которые он и указывает в своей работе (Мейер, 1930 : 263). Но несмотря на это, он считает *B. tatrana* характерной именно для Малого Моря. Так он поступает потому, что в противоположность другим участкам Байкала в Малом Море *B. tatrana* развивается, как он пишет, «в огромном количестве» (1930 : 263). Мне Кожова приписывает мысли, которых никогда у меня не было. Описывая поведение *B. tatrana* в Баргузинском заливе, я (Скабичевский, 1935 : 216—217) нигде не говорю о весеннем максимуме развития этой водоросли. Весенний планктон Баргузинского залива даже и не исследовался мною. Я лишь указываю, что *B. tatrana* в Баргузинском заливе встречается в поверхностном слое вместе с холодолюбивыми диатомеями в начале лета, а после прогревания опускается в глубокие слои. Я указываю далее, что, если обратиться к данным Мейера и Яснитского, то видно, что и в Малом Море *B. tatrana* выпадает из планктона при прогревании воды. Кстати, это же следует и из данных, которые приводит Кожова (1959).

Недоумение вызывает заявление автора (стр. 120) о том, что Мейер принимал *Cyclotella minuta* за *C. comta*. Неужели можно серьезно предполагать, что опытный и высокоэрудированный ученый может спутать такие различные виды, как две вышеупомянутые циклотелли?

Заключительный раздел работы — список литературы — не соответствует задачам статьи. В нем отсутствуют работы многих авторов, описавших виды байкальского фитопланктона (Б. В. Скворцов, И. А. Киселев и Н. В. Цветков и др.) и принявших участие в работе по уточнению систематического положения водорослей, обитающих в Байкале. Список литературы составлен небрежно и содержит много ошибок. Н. Л. Антипова и М. М. Кожов назвали свою статью: «Материалы по сезонным и годовым колебаниям численности руководящих форм фитопланктона оз. Байкал», в списке же Кожовой она значится так: «Материалы о сезонных и годовых колебаниях в урожае некоторых массовых форм фитопланктона оз. Байкал». Подобное же искажение имеется и в названиях работ Антиповой и Скабичевского. Для работы Антиповой неправильно указано название издания; вместо «Бот. материалы отдела споровых растений» написано: «Бот. материалы отдела низших растений». Автор счел возможным по своему произволу изменить падежные окончания в слове Байкал в названиях работ Мейера, Скабичевского, Яснитского и всюду вместо «Байкала»

в списке стоит «Байкал». Для работ Киселева и Скабичевского неверно указан год издания.

В заключение приходится сказать, что автор не справился с поставленной им же самим задачей и не дал уточненного списка фитопланктона Байкала.

Литература

Кожова О. М. (1959). Фитопланктон Малого Моря. Тр. Байкальск. лимнолог. станц., XVII. — Мейер К. И. (1930). Введение во флору водорослей озера Байкала. Бюлл. Моск. общ. испыт. прир., нов. сер., 39, 3—4. — Скабичевский А. П. (1935). Наблюдения над фитопланктоном Баргузинского залива озера Байкала в летний период 1932 и 1933 гг. Изв. Биол.-геогр. н.-и. инст. при Иркутск. гос. унив., VI, 2—4. — Скабичевский А. П. (1954). Фитопланктон Селенгинского района Байкала. Тр. Байкальск. лимнолог станц., XIV. — Яснитский В. Н. (1923). Материалы к познанию планктона оз. Байкала. Тр. Иркутск. общ. естествоисп., I, 1. — Яснитский В. Н. (1924). Планктон оз. Байкала в районе сел Култука и Слюдянки. Изв. Вост.-Сиб. отд. Русск. географ. общ., 47, 3. — Яснитский В. Н. (1930). Результаты наблюдений над планктоном Байкала в районе Биологической станции за 1926—1928 гг. Изв. Биол.-геогр. н.-и. инст. при Иркутск. гос. унив., IV, 3—4. — Яснитский В. Н. (1934). Планктон северной оконечности Байкала. Изв. Биол.-геогр. н.-и. инст. при Иркутск. гос. унив., VI, 1. — Яснитский В. Н. (1956). Фитопланктон Чивыркуйского залива оз. Байкал. Изв. Биол.-геогр. н.-и. инст. при Иркутск. гос. унив., XVI, 1—4. — Яснитский В. Н. и А. П. Скабичевский. (1957). Фитопланктон Байкала. Тр. Байкальск. лимнолог. станц., XV. — Kolbe R. W. (1948). Elektronenmikroskopische Untersuchungen von Diatomeenmembranen. Arkiv Bot., 33 A, 017. — Krieger W. (1927). Zur Biologie des Flussplanktons Untersuchungen über des Havelgebietes. Kolkwitz, Pflanzenforschung, 10.

А. П. Скабичевский.

г. Омск.

(Получено 2 IX 1962).

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

НИНА АЛЕКСАНДРОВНА БАЗИЛЕВСКАЯ

(К 60-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ И 40-ЛЕТИЮ НАУЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ)

В 1962 г. исполнилось 60 лет со дня рождения и 40 лет научной и общественной деятельности директора Ботанического сада Московского университета, профессора кафедры высших растений Нины Александровны Базилевской.

Н. А. родилась 18 марта 1902 г. в Москве в семье служащего. В 1924 г. закончила биологический факультет Ленинградского университета. Еще до поступления в университет она начала работать в Главном ботаническом саду в отделе систематики у Б. А. Федченко (Ленинград). Там она работала и в течение всех студенческих лет, и после окончания университета, вплоть до 1930 г.



В Главном ботаническом саду Н. А. занималась преимущественно изучением флоры и растительности Средней Азии и систематикой ряда групп, в частности, бобовых (особенно астрагалов и остролодок), вересковых, франкениевых (обзору франкениевых Средней Азии была посвящена первая печатная работа Н. А., вышедшая в 1921 г.).

В 1926 г. Н. А. поступает во Всесоюзный институт растениеводства (ВИР), но до 1930 г. продолжает работать и в Ботаническом саду. Хотя в ВИРе Н. А. также уделяет большое внимание Средней Азии и ежегодно ездит туда (с 1926 по 1936 г. она участвует в 12 экспедициях, охвативших все среднеазиатские республики), интересы ее все более перемещаются в область прикладной ботаники. Начиная с 1928 г. появляются ее многочисленные работы, посвященные всестороннему изучению опийного мака. В 1936 г. ею была защищена в качестве докторской диссертации монография об опийном маке. Работа эта была тесно связана с практикой; с 1931 по 1937 г. Н. А. занимала пост заместителя директора по научной части Всесоюзной станции по опийному маку в г. Пржевальске.

В 30-х годах вышел также целый ряд работ Н. А., посвященных культуре хлопка, сое, растительным ресурсам пустынных районов Средней Азии, Южной Африки и др.

С 1937 г. Н. А. заведует в ВИРе секцией цветоводства, а с 1941 г. — отделом декоративных растений нового Главного ботанического сада в Москве. В 1941—1944 гг. Н. А. в Ашхабаде, где работает над темами, связанными с оборонными нуждами. С 1945 г. она снова в Москве, в лаборатории эволюционной экологии акад. Б. А. Келлера, где разрабатывает теоретические проблемы акклиматизации.

В 1950 г. Н. А. была приглашена в Московский университет для работы по проектированию и строительству нового ботанического сада рядом с новыми зданиями университета на Ленинских Горах. В 1952 г. она была утверждена директором этого сада. Меньше чем через 10 лет со дня посадки первого дерева (которое было посажено еще среди существовавших на месте будущего сада бараков) новый ботанический сад стал в один ряд с лучшими садами Советского Союза, к этому времени он вполне сформировался как ботаническое учреждение с сильным научным коллективом. И в этом большая заслуга Н. А., с ее поистине неиссякаемой, кипучей энергией.

В университете Н. А. читает курс по теории акклиматизации и издает оригинальный учебник по этому вопросу. В то же время Н. А. принимает самое деятельное

участие в организации и поднятии уровня работ в области цветоводства и озеленения в нашей стране: консультирует при разработке проектов озеления и строительства ботанических садов в разных концах Советского Союза, руководит аспирантами, оказывает практическую помощь на местах, участвует в экспертной комиссии по цветоводству Выставки достижений народного хозяйства, а также в обществах и секциях по озеленению и цветоводству, пишет руководства для цветоводов и т. д.

Н. А. опубликовала более 80 печатных работ и более 120 кратких сообщений и популярных статей. Деятельность ее отмечена рядом высоких наград: орденом «Знак почета», большой и малой золотыми медалями Выставки достижений народного хозяйства. Многогранная и плодотворная деятельность Н. А. получила широкое признание.

Пожелаем же Нине Александровне долгих лет доброго здоровья и плодотворной деятельности на благо нашей науки и всего советского народа.

А. К. Скворцов.

Ботанический сад
Московского государственного
университета.

(Получено 25 IV 1962).

ПАМЯТИ ОЛЬГИ АЛЕКСЕЕВНЫ СМИРНОВОЙ

(1892—1958)

Многолетний член Русского ботанического общества Ольга Алексеевна Смирнова родилась в семье учителя в г. Павловске Воронежской области. С 1910 по 1918 г. она училась на Бестужевских курсах, а с 1926 по 1929 г. была аспирантом Географо-экономического исследовательского института при Ленинградском университете, на кафедре фитосоциологии Н. И. Кузнецова.

Еще в 1912 г., будучи студенткой, О. А. стала работать в Ботаническом саду под руководством Б. А. Федченко (Ленинград), а с 1914 г. начала свою научно-исследовательскую деятельность, приняв участие в почвенно-ботанической экспедиции Переселенческого управления в Акмолинскую область (под руководством М. И. Пташицкого). С 1915 по 1922 г. О. А. работала в Оренбургских почвенно-ботанических экспедициях Докучаевского почвенного комитета под руководством С. С. Неуструева в качестве помощника почвоведа и геоботаника; ее материалы вошли в отчеты Неуструева по Оренбургскому краю.

В 1920—1922 гг. О. А. заведовала Отделом охраны природы при Киргизском Наркомземе; она выделила участки под заповедник в б. Оренбургском уезде, с 1924 по 1938 г. О. А. состояла на службе в Отделе геоботаники Ботанического сада, где работала над геоботанической картой СССР под руководством Н. И. Кузнецова. В эти годы она участвовала в экспедициях в Южную Карелию (1924—1925), Самарскую губернию (1926), Воронежскую губернию (1927), Казахстан (1930), Башкирскую АССР (1931). Ею был составлен ряд геоботанических карт, вошедших в листы (7—14) геоботанической карты СССР. Материалы ее исследований Карелии вошли в ее аспирантскую работу «Геоботанический очерк Южной Карелии» (с картой растительного покрова и ареалами растений). После окончания аспирантуры в 1932 г. О. А. проводила исследования в Пермской области (1932), Восточном Казахстане (1934), Ленинградской (1935—1936), Актюбинской (1937), Павлодарской (1938—1940) и Омской областях (1941), а также в Коми АССР в составе экспедиции местной базы Академии наук (1946). Результаты последней экспедиции отражены в карте.

Во время Великой Отечественной войны О. А. была в г. Таре, где руководила краеведческим музеем Наркомпроса, преподавала ботанику в педучилище и читала курс краеведения учителям и пионерам; она организовала сбор лекарственных растений и сфагнума учащимися педучилища.

В 1947 г. по состоянию здоровья О. А. вышла на пенсию, но она, больная, продолжала вести работу: составляла в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР (БИНе) ареалы дубильных, пищевых и других растений и участвовала в 1949 г. в экспедиции Почвенного института АН СССР по маршруту Ленинград—Москва, а в 1950—1951 гг. в экспедиции на Карельский перешеек. В 1953—1955 гг. по заданию БИНа проводила наблюдения и сборы порезника, дикой моркови и других полезных растений.

О. А. была очень чутким, отзывчивым и глубоко принципиальным человеком. Она всегда отличалась большим трудолюбием и принимала деятельное участие в общественной работе, даже в последние годы жизни, несмотря на тяжелый недуг.

Н. М. Савич, О. Э. Неуструева и *В. Л. Некрасова.*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 30 XI 1961).

ХРОНИКА

РАБОТА СЕКЦИИ ФЛОРЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВСЕСОЮЗНОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА (1961—1962 гг.)

В задачу секции входит обсуждение различных вопросов, связанных с изучением флоры и растительности, в целях пропаганды и углубления научных знаний, а также налаживания взаимной информации о работе территориально разобщенных коллективов ботаников. Положительным моментом в этом отношении является активное участие в работе секции не только ботаников Ленинграда, но и других городов нашей страны (Владивостока, Курска, Красноярска, Иркутска, Ульяновска, Киева и др.). С научными докладами выступают и принимают участие в их обсуждении как научные работники, так и представители различных производственных организаций (Ленгидроэнергопроект, Ленгипроторф, Лаборатория аэрометодов и др.).

Формы работы секции весьма разнообразны. Одной из основных форм является организация регулярных научных собраний. Обычно за год проводится от 5 до 11 таких собраний. Значительная часть докладов, сделанных на заседаниях секции, публикуется по ее рекомендации на страницах Ботанического журнала и других изданий. За последние два года на секции было заслушано 17 научных докладов, из них 6 уже опубликованы.

Другой формой работы секции является организация Всесоюзных совещаний и участие в совещаниях, созываемых другими организациями. Так, в феврале 1958 г. в Ленинграде состоялось 1-е Всесоюзное совещание по флоре и растительности высокогорий, проведенное на основании решения 2-го делегатского съезда Всесоюзного ботанического общества (ВБО). Это совещание было организовано Постоянной комиссией по изучению высокогорной растительности, созданной при секции флоры и растительности. Информация о совещании написана И. Д. Кильдюшевским (Бот. журн., № 10, 1958). Труды совещания опубликованы в «Проблемах ботаники» (т. V, 1961).

2-е Всесоюзное совещание по высокогорьям состоялось в 1961 г. (июнь—июль) в Тбилиси. На нем было заслушано около 60 докладов. Труды совещания подготовлены к печати и составят два тома очередных «Проблем ботаники». В период совещания были организованы интересные экскурсии в высокогорья. Информация о нем дана Л. И. Иваниной (Бот. журн., № 6, 1962).

В 1961 г. (ноябрь-декабрь) секция организовала совместно с Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова АН СССР Всесоюзное совещание по проблемам изучения, использования и охраны растительного покрова Крайнего Севера СССР. На нем было заслушано 57 докладов. Это совещание отличалось многосторонностью освещения самых различных проблем ботаники и тесной их увязкой с запросами практики. В числе участников были представители северных землеустроительных экспедиций, Института сельского хозяйства Крайнего Севера, работники сельского хозяйства комбината «Воркутуголь» и др. Работа совещания освещена в заметке И. Д. Кильдюшевского (Бот. журн., № 7, 1962). Труды совещания будут опубликованы в 1963 г. в «Проблемах Севера» (вып. 7 и 9).

Тематика научных собраний секции флоры и растительности весьма разнообразна и затрагивает самые различные вопросы систематики и геоботаники. За последние два года на заседаниях секции получило развитие обсуждение специальных вопросов, связанных с изучением болот Советского Союза (см. Боч, Бот. журн., № 7, 1961).

Что касается остальной тематики, то она охватывает следующие вопросы: изучение флоры и растительности различных районов страны, методика геоботанических исследований, общие вопросы ботаники, результаты ботанических исследований советских ученых в зарубежных странах.

Общие вопросы ботаники были затронуты в докладе **М. Н. Маркова** (Ленинград) «Вид и формы его существования». Докладчик подробно осветил развитие учения о виде в историческом аспекте, начиная с XVI в., когда зародилось понятие «биологический вид». Большое внимание он уделил дискуссии о виде и видообразовании, происходившей в последние годы. Обобщая и дополняя имеющийся материал, Марков определяет вид как племенную общность, как совокупность близко родственных особей, имеющих общую видовую природу, общий вид обмена, общие условия существования и общие законы изменчивости и развития. Доклад вызвал оживленный обмен мнениями, в которых участвовали Е. Г. Бобров, В. Н. Васильев, А. И. Толмачев, Л. И. Иванина.

С большим интересом были заслушаны доклады В. И. Василевича (Ботанический институт, Ленинград) и В. В. Мазинга (университет, Тарту), посвященные методическим вопросам.

В. И. Василевич в докладе «Применение статистических методов для выделения и сравнения растительных ассоциаций» показал, что признаки ассоциаций нужно характеризовать средним значением и мерой варьирования признаков. Отсюда возникает возможность объективного сравнения ассоциаций, так как их характеристику можно выразить в количественных (цифровых) показателях. Это показано на примере сравнения покрытия видов в некоторых сообществах верховых болот.

В. В. Мазинг в докладе «Обработка геоботанических описаний болотных сообществ» продемонстрировал метод применения перфокарт при обработке геоботанических описаний. При обсуждении доклада была отмечена перспективность и важность этого метода при различных видах обработки ботанических данных благодаря экономии времени. В обсуждении докладов участвовали Е. М. Лавренко, А. И. Толмачев, В. С. Ипатов, Х. Х. Трасс и др.

В ряде докладов была дана характеристика растительного покрова некоторых районов страны. **А. Н. Лащенкова** (Коми филиал АН СССР, г. Сыктывкар) сделала доклад «О растительности района Мезенской Пижмы». **В. В. Благовещенский** (Ульяновский государственный педагогический институт) в докладе «О вторичных дубовых лесах в связи с историей сосновых лесов на Приволжской возвышенности» (опубликовано в Бот. журн., № 9, 1962) на основании многолетних исследований сделал вывод, что сосново-широколиственные леса на Приволжской возвышенности являются единственной коренной формацией, все другие широколиственные и мелколиственные леса — вторичны. Показ на геоботанических картах дубовых лесов как коренных формаций — ошибочен.

Интересные данные были приведены в докладе **В. Н. Голубева** (Центрально-Черноземный государственный заповедник) «К эколого-биологическому познанию растительности луговых степей» (опубликован в Бот. журн., № 1, 1962). Докладчик развивает уже ранее высказанную в литературе мысль, что лесостепь представляет особую зону, равноправную с лесной и степной зонами. Эту мысль он подтверждает данными детального изучения ритмов развития и строения подземных органов растений Стрелецкой степи в связи с динамикой осадков, водного режима почв и других эдафических показателей. Доклад обсуждали Е. М. Лавренко, А. М. Семенова-Тян-Шанская, В. М. Понятовская, В. М. Свешникова, И. В. Борисова.

Флористическим вопросам были посвящены сообщения **А. И. Толмачева** (Ленинградский университет) «О камчатском *Veratrum*» (опубликовано в «Вестнике Ленингр. унив.», № 9, 1962) и **И. В. Мусаева** (Ленингр. унив.) «О северных пределах распространения характерных представителей Туранской пустынной флоры (к вопросу о северной границе Туранской флористической провинции)» (опубликовано в Бот. журн., № 2, 1963).

Е. Г. Бобров поделился своими впечатлениями о поездке в Венгрию в докладе «Ботанические учреждения в Венгерской Народной Республике» (опубликовано в Бот. журн., № 9, 1961).

Болотная тематика, рассматриваемая на научных собраниях секции, охватывает самые различные проблемы болотоведения. Одним из наиболее интересных был доклад **А. А. Ниценко** (Ленингр. унив.) «Основные понятия болотоведения и их классификация» (опубликовано в Бот. журн., № 7, 1962). Докладчик подвел итоги развития некоторых разделов болотоведения и указал основные направления их дальнейшей разработки.

Большой интерес вызывают доклады об исследованиях болот малоизученных районов, удаленных от центров нашей страны. Такие доклады обогащают наше представление о различных типах болот и их распространении. На эту тему были заслушаны доклады **Г. С. Молкина** и **А. В. Стафеевой** (Ленгидроэнергопроект) «Болота Верхне-Зейской равнины (Дальний Восток)» и **Н. И. Пьявченко** (Институт леса, Красноярск) «Бугристые болота междуречья Подкаменной Тунгуски и Чуни». В первом докладе было рассказано о растительности и торфяной залежи болот в верхнем течении р. Зеи. Авторы доклада установили, что настоящие болота составляют здесь всего 2% площади земель, а преобладают в основном заболоченные лиственничники со слоем торфа в 20—25 см или без него. Из настоящих болот наиболее распространены болота с осоками и вейником, где торф может достигать глубины 1 м и более.

Н. И. Пьявченко сообщил об исследовании бугристых болот в одном из районов Восточной Сибири на междуречье Подкаменной Тунгуски и Чуни. Экспедиция, в которой принимал участие докладчик, была комплексной и ставила своей главной задачей поиски следов падения Тунгусского метеорита. Когда-то предполагалось, что метеорит оказал влияние на растительность и характер микрорельефа болот, в районе которых он упал. Экспедиция установила, что микрорельеф на этих болотах является естественным образованием, характерным для многих болот лесной зоны и с падением метеорита не связан. Не было обнаружено и влияния метеорита на болотную растительность. Помимо характеристики растительности и торфа болот района, были затронуты вопросы о возрасте болот и экологии болотных растений (прирост мхов, химизм воды и торфа и т. п.). Доклад вызвал широкое обсуждение.

На одном из заседаний был заслушан доклад **Е. М. Брадис** (Бот. институт, Киев) «Экологический и географический анализ флоры башкирских болот». Она рассказала о приемах анализа флоры конкретного района и о выводах, которые могут быть получены в результате подобного анализа. Так, например, ею выделены в составе флоры

болот виды, встречающиеся только на болотах; виды, встречающиеся на болотах лишь в данном районе, и виды, встречающиеся как на болотах, так и вне их, даже в пределах данного района. Было показано распределение видов и по основным типам болот, встречающимся в Башкирии. Докладчик составил списки видов болот с указанием их экологической приуроченности (мезотрофные, олиготрофные или евтрофные виды). Этот раздел работы вызвал наибольшее число возражений, так как при отнесении вида в ту или иную экологическую группу Брадис опиралась не на химический анализ воды и торфа с тех мест, где было собрано данное растение, а лишь на общий внешний характер местообитания. Поэтому некоторые из выступавших были не согласны с тем, что тот или иной вид является например мезотрофным, а не евтрофным и т. п. Спорным явился вопрос и о болотном типе растительности, который признается докладчиком за самостоятельный тип, наряду с такими типами, как лесной, луговой и т. п. Некоторые из выступавших считают, что для болот характерно несколько типов растительности: лесной, моховой, травяной и т. п.

Вопросы биологии растений были затронуты в докладе **Н. Г. Солоневич** (БИН АН СССР, Ленинград) «Строение подземной части некоторых болотных сообществ». Материалом для доклада послужили результаты изучения распределения корневых систем в корнеобитаемом слое на болотах и анализ подземной биомассы этого слоя. Были выявлены различия в количественных соотношениях между биомассой мхов и биомассой цветковых растений, а в составе последней — различия между корневой массой и массой стеблевых частей в единице объема. Различно также и послойное распределение подземных частей цветковых растений, обусловленное в первую очередь высотой стояния среднеминимального уровня грунтовых вод. На основании полученных данных выделены три основные группы болотных растений по особенностям их укоренения, а также несколько типов строения болотной дернины (войлочная, волокнисто-войлочная, грубоволокнистая и т. п.).

Два доклада были посвящены торфам. **Г. С. Молкин** (Ленгидроэнергопроект) доложил о всплывании торфов на затопленных болотах. В течение многих лет докладчик работает по данной проблеме, разрешение которой очень важно при постройке гидроэлектростанций. При создании водохранилищ затопляется какая-то часть земель, среди которых часто оказываются и болота. Торф затопленных болот через некоторое время после затопления может всплыть и мешать работе электростанции, засоряя водопроводящие устройства. Наличие больших торфяных островов на водохранилище мешает судоходству, разведению рыбы и т. п. Так, например, на Свирской ГЭС в течение нескольких лет всплыло 42% торфов затопленных болот. Докладчик показал, какими путями прогнозируется возможность всплывания торфа и какие для этого нужны исследования. Наибольшую опасность в отношении всплывания представляют влажные и слабо разложенные (степень разложения не более 25%) торфа, по ботаническому составу — осоковые или шейхцериевые. Специальное внимание было уделено борьбе со всплыванием торфа, которая сводится к засыпанию некоторых участков болот, попадающих в зону затопления, песком или глиной. Так как этот способ борьбы является весьма трудоемким, то пока более правильным считают борьбу с уже всплывшим торфом.

А. Ф. Бачурина (Бот. институт, Киев) в докладе «Стратиграфия торфяников УССР как отражение условий формирования и путей дальнейшего развития» показала особенности строения торфяных залежей украинских болот и привела их классификацию. Она указала на ряд новых видов залежей, ранее не известных для Украины. Интересен факт нахождения в Предкарпатье залежей со слоями фускум-торфа, обычно характерного для гораздо более северных районов страны.

А. Н. Лукичева и *М. С. Боч.*

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова
Академии наук СССР,
Ленинград.

(Получено 26 XI 1962).

VOL. XLVIII № 3

MARCH 1963

BOTANICAL JOURNAL

PUBLISHED BY THE BOTANICAL SOCIETY OF THE U. S. S. R.

CONTENTS

ORIGINAL ARTICLES — Page

V. M. Sveshnikova. The character of the water balance in the plants of desert-steppe communities. (7 textfigures) . . . 313
A. N. Lukicheva. Vegetation of the upper course of the Muna river. (N.-W. Yakutia) and the influence exerted upon it by the recent tectonics. (1 textfigure) . . . 328
V. N. Vassilijev. Populations and their role in the life of a species . . . 341
L. I. Savicz-Ljubitzkaja and **Z. N. Smirnova**. A contribution to the biology and geography of *Bryoerythrophyllum recurvirostre* (Hedw). Chen, a new species in the bryoflora of the Antarctica. (4 textfigures) . . . 350
M. A. Bondartzeva. On the anatomical criterion in the taxonomy of *Aphyllophorales*. (3 textfigures) . . . 362

CONTRIBUTIONS TO THE NATIONAL ECONOMY OF THE U. S. S. R.

E. I. Adamovich. Regeneration of suber on the trunks of growing birches. (5 textfigures) . . . 373
G. I. Kosobokov. The effect of light conditions on the development of the reproductive organs in maize. (1 textfigure) . . . 379

METHODS OF BOTANICAL RESEARCH . . . 384

V. G. Ber. Protection of botanical collections from insect pests. II. (4 textfigures). (384). — **S. Sh. Chitashvili**. Experimental application of the radiometric method to photosynthesis studies in silvies. (2 textfigures). (395).

REPORTS . . . 403

E. L. Liubarsky. The role of long-rhizomatous species in the formation of a sward as related to soil moisture. (403). — **E. S. Teriokhin**. The development of the ovule and the female gametophyte in *Pyroleae* and *Monotropeae*. (5 plates.) (406). — **N. L. Feldman** and **I. E. Kamentzeva**. Thermostability and cryotolerance of the leaf cells of *Gagea lutea* (L.) Ker.-Gawl. at different stages of development. (1 textfigure). (414) — **I. Mukhitdinov**. Edible wild plants of Darvaz. (419). — **F. Y. Levina**. New data on the distribution area of *Artemisia taurica* Willd. (1 textfigure). (422). — **D. B. Arkhangelsky**. A contribution to the taxonomy of the Siberian birches. (427). — **U. P. Laptev**. The species composition of the wheats of North and East Africa. (429). — **A. S. Dariyev**. The root-tip structure in the embryo of cotton (*Gossypium*). (5 textfigures). (430). — **V. I. Nekrasov**, **L. S. Vartazarova** and **N. A. Borodina**. The occurrence of androgynous inflorescences in *Betula japonica* Sieb. under the conditions of introduction. (3 textfigures). (436). — **Z. Sh. Shamsutdinov** and **U. Parpiyev**. Some ecologo-physiological characteristics of *Ferula assa foetida* L. under the conditions of the Kzyl-Kumy Desert. (1 textfigure). (440). — **Bùi-Huy-Dáp** and **Nguyễn-hũn-Thuóe**. Biological features of fruit-bearing shoots in cultivated citrus plants. (*Aurantioideae*). (4 textfigures). (443). — **A. V. Bukhteyeva**. On the problem of the distribution of firs (*Abies* spp.) in the Sakhalin Island. (1 textfigure). (449). — **L. V. Climentov**. On the accrescence of the commen reed-grass (*Phragmites communis* Trin.) by means of creeping shoots. (450).

REVIEWS 453

F. F. Matzkov. *V. A. Novikov.* Plant Physiology. 1961. (453). — **A. A. Korchagin and E. P. Matveyeva.** *S. Pashkovsky* and *V. Leandru.* Types of forests in Rumania. 1958. (455). — **I. V. Larin.** *Ernst Klapp.* Wiesen und Weiden. 1956. 1961.(456). — **F. Y. Levina.** *V. V. Tarchevsky, S. Y. Besprozvana, G. M. Vlasova, M. V. Khamidullina* and *F. M. Shubin.* The experience of creating artificial vegetational cover on the wet slag-fields (around dumps) at the thermoelectric power stations of the Urals. 1962. (460). — **A. P. Skabichevsky.** *O. M. Kozhova.* The list of taxa of the plankton algae inhabiting the Baikal lake and some data on the biology of their mass forms. 1959. (461).

PERSONALIA 465

A. K. Skvorzov. Nina Alexandrovna Bazilevskaya. (For her 60th birthday and 40 years of scientific work). (1 portrait). (465). — **N. M. Savich, O. E. Neustruyeva and V. L. Nekrasova.** To the memory of Olga Alexeyevna Smirnova (1892—1958). (466).

CHRONICLE 467

A. N. Lukicheva and M. S. Botch. The work of the Section of Flora and Vegetation of the Botanical Society of the U. S. S. R. (1961—1962). (467).

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

В. М. Свешникова. Характер водного баланса у растений пустынно-степных сообществ. (С 7 рис.) . . . 313
А. Н. Лукичева. Растительность верховьев р. Муны (с.-з. Якутия) и влияние на нее новейшей тектоники. (С 1 рис.) . . . 328
В. Н. Васильев. Популяции и их роль в жизни вида . . . 341
Л. И. Савич-Любицкая и **З. Н. Смирнова**. К биологии и географии *Bryoerythrophyllum recurvirostre* (Hedw.) Chen — нового вида для бриофлоры Антарктиды. (С 4 рис.) . . . 350
М. А. Бондарцева. Об анотомическом критерии в систематике афиллофоровых грибов. (С 3 рис.) . . . 362

В ПОМОЩЬ НАРОДНОМУ ХОЗЯЙСТВУ СССР

Э. И. Адамович. Регенерация пробки на стволах растущих берез. (С 5 рис.) . . . 373
Г. И. Кособоков. Влияние условий освещения на развитие генеративных органов кукурузы. (С 1 рис.) . . . 379

МЕТОДИКА БОТАНИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ . . . 384

В. Г. Бер. Защита ботанических коллекций от вредителей. (Сообщение второе). (С 4 рис.). (384). — **С. Ш. Читашвили**. Опыт применения радиометрического метода определения фотосинтеза в лесоведении. (С 2 рис.). (395). —

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ . . . 403

Е. Л. Любарский. Роль длиннокорневищных видов в сложении травостоя в связи с влажностью почвы. (403). — **Э. С. Терехин**. Развитие семяпочки и женского гаметофита у *Pyroleae* и *Monotropeae*. (С 5 табл. рис.). (405). — **Н. Л. Фельдман** и **И. Е. Каменцева**. Тепло- и холодоустойчивость клеток листа желтого гусиного лука на разных фазах развития. (С 1 рис.). (414). — **И. Мухитдинов**. Съедобные дикие растения Дарваза. (419). — **Ф. Я. Левина**. Новые данные к ареалу полыни *Artemisia taurica* Willd. (С 1 рис.). (422). — **Д. Б. Архангельский**. К систематике сибирских берез. (427). — **Ю. П. Лаптев**. Видовой состав пшениц Северной и Восточной Африки. (429). — **А. С. Дариев**. Строение кончика корня зародыша некоторых видов хлопчатника. (С 5 рис.). (430). — **В. И. Некрасов**, **Л. С. Вартазарова** и **Н. А. Бородина**. Появление обоеполого соцветия у березы японской в условиях интродукции. (С 3 рис.). (435). — **З. Ш. Шамсутдинов** и **Ю. Парпиев**. Эколого-физиологические особенности *Ferula assa foetida* L. в условиях пустыни Кзыл-Кумы. (С 1 рис.). (440). — **Буи Гуи Дап** и **Нгуэн Хуу Тхуок**. Биологические особенности плодоносящих побегов цитрусовых. (С 4 рис.). (443). — **А. В. Бухтеева**. О распространении пихт на Сахалине. (С 1 рис.). (449). — **Л. В. Климентов**. О разрастании тростника при помощи ползучих побегов. (450).

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ . . . 453

Ф. Ф. Мацков. *В. А. Новиков*. Физиология растений. 1961. (453). — **А. А. Корчагин** и **Е. П. Матвеева**. *С. Пашковский* и *В. Ляндру*. Типы лесов Румынии. 1958. (455). — **И. В. Ларин**. *Эрнст Клапп*. Сенокосы и пастбища. 1961. (456). — **Ф. Я. Левина**. *В. В. Тарчевский*, *С. Я. Беспрозвана*, *Г. М. Власова*, *М. В. Хамидулина* и *Ф. М. Шубин*. Опыт закрытия растительностью шлаконаливных полей (золоотвалов) тепловых электростанций Урала. 1962. (460). — **А. П. Скабичевский**. *О. М. Кожова*. Систематический список планктонных водорослей оз. Байкал и некоторые данные по биологии их массовых форм. 1959. (461).

ЮБИЛЕИ и ДАТЫ . . . 465

А. К. Скворцов. Нина Александровна Базилевская. (К 60-летию со дня рождения и 40-летию научной деятельности). (С 1 портретом). (465). — **Н. М. Савич**, **О. Э. Неуструева** и **В. Л. Некрасова**. Памяти Ольги Алексеевны Смирновой. (1892—1958). (466).

ХРОНИКА . . . 467

А. Н. Лукичева и **М. С. Боч**. Работа секции флоры и растительности ВБО (1961—1962). (467).

Подписано к печати 16/III 1963 г. М-19261. Бумага 70×108 1/16. Бум. л. 5. Печ. л. 10=13.70 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 16 99. Тираж 2910. Заказ 1.

1-я тип. Издательства АН СССР, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12.

Адрес Редакции: Ленинград, В-164, Менделеевская линия, 1,
Издательство Академии наук СССР, Редакция «Ботанического журнала»